Lehrbuch

der vergleichenden

Entwickelungsgeschichte

der niederen Wirbeltiere

von

Dr. H. E. Ziegler

591.336
Z 62

Lehrbuch

der

vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere

in systematischer Reihenfolge
und mit Berücksichtigung der experimentellen Embryologie
bearbeitet

von

Dr. Heinrich Ernst Ziegler,
Professor an der Universität Jena.

Mit 327 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel.

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1902.

MBL/WHOI
0 0301 0018980 9
OCT

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Herrn Professor

Ernst Haeckel

in aufrichtiger Verehrung gewidmet

vom Verfasser.

Vorwort.

Dieses Buch soll eine Lücke ausfüllen. Während die Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere in dem schönen Lehrbuch von Korschelt und Heider behandelt ist, und hinsichtlich der Entwickelung der höheren Wirbeltiere und des Menschen mehrere gute Lehrbücher vorliegen [1]), ist eine zusammenfassende Bearbeitung der Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere seit langer Zeit nicht mehr unternommen worden. Das Lehrbuch von Balfour (1881) ist schon veraltet, da in den letzten 20 Jahren auf diesem Gebiet sehr viele wichtige Untersuchungen veröffentlicht wurden.

Das vorliegende Buch behandelt die einzelnen Klassen der niederen Wirbeltiere (Anamniota) in der Reihenfolge des zoologischen Systems. Die höheren Wirbeltiere (Amniota) sind nur in dem letzten Kapitel besprochen, welches den Uebergang von den niederen Wirbeltieren zu den höheren vermittelt. Ich halte es für besser, daß man die Entwickelung der höheren Wirbeltiere aus derjenigen der niederen ableitet,

1) Die wichtigsten Lehrbücher der Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere sind folgende:

Balfour, F. M., *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Vetter, Jena 1881.*

Bonnet, *Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere, 1891.*

Haeckel, E., *Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen, Keimes- und Stammesgeschichte, 4. Aufl., Leipzig 1891.*

Hertwig, Oscar. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, 6. Aufl., 1898 (7. Aufl. 1902).*

— *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Bis jetzt sind 3 Lieferungen erschienen, Jena 1901—1902.*

Kölliker, A. v., *Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere, 2. Aufl., Leipzig 1884.*

Kollmann, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen, Jena 1898.*

Marshall, A. M., *Vertebrate Embryology, London 1893.*

Minot, C. S., *Human Embryology, New York 1892.*

— *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen, Uebersetzung von Kästner, Leipzig 1894.*

Schultze, Oscar. *Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere, Leipzig 1897.*

als daß man, wie es manchmal geschieht, die Entwickelung der niederen Wirbeltiere im Lichte der Amniotenentwickelung betrachtet.

Durch das im Erscheinen begriffene große Handbuch der Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere, welches O. Hertwig in Verbindung mit vielen anderen Forschern herausgiebt, wird das vorliegende Buch keineswegs überflüssig werden. Denn es besitzt eine völlig andere Anordnung des Stoffes, abgesehen von Unterschieden in der theoretischen Auffassung und von der verschiedenen Wahl der Abbildungen.

Da ich dieses Buch schon vor mehr als 12 Jahren zu schreiben begonnen habe, und mich seit mehr als 20 Jahren mit einschlägigen Untersuchungen beschäftige, so konnte ich die große Litteratur in ziemlich umfassender Weise berücksichtigen. Aber unter den zahlreichen Beobachtungen der Autoren mußten die wichtigeren hervorgehoben werden, und eine vollständige Erwähnung aller Angaben war nicht möglich. Insbesondere habe ich diejenigen Ansichten der Autoren, welche ich nach eigenen Studien für unrichtig halte, meist nicht aufgeführt; denn es war hier kein Raum, um kritische Bemerkungen beizufügen. Bei einigen besonders wichtigen Fragen habe ich in kleinerem Druck die verschiedenen Auffassungen mehrerer Forscher nebeneinandergestellt.

Da die Litteratur bei manchen Capiteln so sehr angewachsen ist, schien es mir nötig, für die Benützung derselben eine Führung zu geben. Ich habe daher am Anfang der Abschnitte gewöhnlich einige besonders wichtige Publicationen genannt und auch öfters auf einzelne Arbeiten verwiesen, über welche ich nicht eingehend berichten konnte. Ich habe die Schriften jeweils nur durch den Autornamen mit der beigefügten Jahreszahl citirt, da die ganzen Titel in den am Schlusse jedes Capitels folgenden alphabetischen Litteraturverzeichnissen leicht gefunden werden können. Bei diesen Litteraturverzeichnissen habe ich mich bemüht, die neuere Litteratur in annähernder Vollständigkeit anzuführen, während ältere Werke manchmal bei Seite gelassen wurden, da man sie in den neueren Schriften citirt findet.

Das Studium der umfangreichen Litteratur wurde mir erleichtert durch die reichhaltige Bibliothek des hiesigen zoologischen Instituts, sowie durch die zahlreichen Separatabdrücke, welche ich im Laufe der Jahre erhalten habe, und für deren gütige Zusendung ich den Herren Collegen auch hier meinen besten Dank ausspreche.

Die ersten Entwickelungsvorgänge sind ausführlicher besprochen als die späteren. Insbesondere habe ich die Gastrulation und die Keimblätterbildung bei den wichtigsten Classen ziemlich eingehend behandelt, weil dieses Gebiet von besonderem theoretischen Interesse ist und die Ansichten der Autoren manchmal weit auseinandergehen. Andererseits habe ich über die Entwickelung der Organe meist nur

kurz berichtet, denn eine ausführliche Darlegung der Organentwickelung hätte dem Buche eine viel größere Ausdehnung gegeben: auch lag dazu ein Bedürfnis nicht vor, da in den vorhandenen Lehrbüchern schon ausführliche Beschreibungen der Entwickelung der einzelnen Organe zu finden sind. Insbesondere mußte ich darauf verzichten, die Entwickelung des Schädels und des Skelets zu besprechen. Aber über die Entwickelungsgeschichte des Medullarrohrs, des Darmkanals mit seinen Drüsen, der Vorniere und der Urniere wird bei allen Klassen berichtet.

Die leitenden Gesichtspunkte sind die morphologischen. Die vergleichende Betrachtung bildet die Grundlage für die Erkenntnis der phylogenetischen Verwandtschaft. Selbstverständlich muß zwischen palingenetischen und cenogenetischen Vorgängen unterschieden werden. Den Begriff der Homologie fasse ich im Sinne der Descendenzlehre auf; demnach sind zwei Organe oder zwei Vorgänge, welche bei verschiedenen Tieren sich zeigen, dann homolog zu nennen, wenn anzunehmen ist, daß die Aehnlichkeit oder Uebereinstimmung zwischen denselben auf der gemeinsamen Abstammung beruht[1]. In dieser Auffassung stimme ich mit Haeckel und vielen anderen Forschern überein, unterscheide mich aber von O. Hertwig, welcher neuerdings den Begriff der Homologie von dem Gedanken der Stammverwandtschaft wieder zu trennen versucht.

Die experimentelle Embryologie (Entwickelungsmechanik) hat schon so viele wichtige Ergebnisse zu Tage gefördert, daß sie nicht unberücksichtigt bleiben durfte. Auf diesem neuen Gebiet, auf welchem noch soviel Widerstreit der Meinungen besteht, war zwar ein vollständiger Bericht über alle Beobachtungen nicht möglich, jedoch habe ich mich bemüht, das sicher Erkannte hervorzuheben und das Unsichere und Strittige zurücktreten zu lassen.

Was die Figuren betrifft, sind diejenigen, bei welchen der Name eines Autors nicht beigefügt ist, von mir neu gezeichnet oder aus meinen früheren Schriften übernommen. Unter den 327 Figuren im Text befinden sich in diesem Sinn 74 Originale; 166 Figuren sind aus den speciellen Untersuchungen anderer Autoren übernommen, 87 aus anderen Lehrbüchern.

Ich habe es absichtlich unterlassen, die Entwickelungsstadien der Embryonen durch Zeitangaben zu bezeichnen; solche Altersbestimmungen würden wenig Wert haben, da das Fortschreiten der Entwickelung in hohem Maße von der Temperatur abhängt. Besser

1) Nicht homolog sind solche Organe, welche infolge von Convergenz oder von Parallelentwickelung sich ähnlich sind. Als Convergenz bezeichnet man die secundär entstandene Aehnlichkeit ursprünglich ungleichartiger Organe. Parallelentwickelung liegt dann vor, wenn zwei Organe oder Organteile in zwei Zweigen des Stammbaums selbständig in gleichartiger oder ähnlicher Weise entstanden sind.

wäre die Stadienbestimmung nach „Tagesgraden“ (d. h. Angabe der Summe der zusammengezählten Temperaturen der zwischen der Befruchtung des Eies und der Conservirung der Embryonen gelegenen Tage): aber diese Bezeichnungsweise ist noch wenig gebräuchlich. Ich habe daher die Stadien hauptsächlich durch Oberflächenbilder charakterisirt.

Der neuerdings herrschenden Mode, alle Fremdwörter zu vermeiden, bin ich nicht gefolgt. Ich halte es für keinen Fortschritt, wenn man in wissenschaftlichen Schriften alle Fachausdrücke in das Deutsche übersetzt. Denn erstens wird dadurch das internationale Verständnis erschwert, zweitens sind die deutschen Bezeichnungen oft umständlicher (z. B. mittleres Keimblatt statt Mesoderm), und drittens, was das Wichtigste ist, haben die Fachausdrücke einen ganz bestimmt definirten Sinn, während die deutsche Uebersetzung meist in verschiedenem Sinne verstanden werden kann. Wollte man die lateinischen und griechischen Fachausdrücke, welche die wissenschaftlichen Begriffe mit Sicherheit und Bestimmtheit bezeichnen, aus der wissenschaftlichen Darstellung völlig ausschließen, so würde dadurch das Studium nicht erleichtert, sondern es würde nur der Unklarheit und Verschwommenheit Vorschub geleistet.

Ich habe in dem ersten Capitel des Buches die gebrauchten Fachausdrücke erläutert. Nötigenfalls wird man mit Hilfe des Registers leicht die Stelle finden, wo die Erklärung des Wortes steht.

Falls etwa Irrtümer oder Auslassungen wichtiger Thatsachen in dem Buche bemerkt werden, bitte ich um gefällige Mitteilung.

Jena, den 1. März 1902.

Uebersicht des Inhalts.

Seite

Vorwort . . . . . I—IV

Technische Bemerkungen . . . . . 1—8

A) Härtung und Conservirung 1
B) Ueber Schnitte und Schnittserien 4
C) Reconstructionen 5
D) Zeichnen und Photographiren 6
Litteratur über die Technik 8

I. Capitel. **Uebersicht der Entwickelungsvorgänge bei den Wirbeltieren.** Zugleich Erklärung der Fachausdrücke . 9—43

Eizelle und Samenzelle 9
Eihüllen 14
Reifung und Befruchtung 16
Furchung 18
Die Blastula 22
Die Gastrula 23
Das Mesoderm und die Chorda 26
Die Entwickelungsvorgänge bei der Anlage der Organe . . 30
Organe des Ektoderms (äußeren Keimblattes) 32
Organe des Entoderms (inneren Keimblattes) 35
Organe des Mesoderms (mittleren Keimblattes) 36
Cenogenetische Abänderungen der Entwickelungsweise . . . 41

II. Capitel. **Leptocardier** (Amphioxus) . . . . . 44—73

Die Reifung des Eies und die Befruchtung 44
Die Furchung bei Amphioxus 47
Die Gastrula des Amphioxus 51
Das Medullarrohr des Amphioxus 54
Das Mesoderm des Amphioxus 58
Die Chorda des Amphioxus 60
Die entodermalen Organe und die Organe am Mund 61
Die mesodermalen Organe des Amphioxus 67
Litteratur über die Entwickelung des Amphioxus 72

18586

Seite

III. Capitel. **Cyclostomen** . . . . . 74—100

1. Abschnitt: Petromyzonten, Neunaugen . . . . . 74—91
Die Befruchtung 74
Die Furchung und die Gastrulation 77
Das Medullarrohr, die Chorda und das Mesoderm 78
Das Schwanzende des Embryo 81
Die Entwickelung der Organe bis zum Ausschlüpfen der Larve 81
Die Organe der Larve und die Metamorphose 86
Litteratur über die Entwickelung der Petromyzonten . . . 89

2. Abschnitt: Myxinoiden, Inger . . . . . 91—100
Die Entwickelung von Bdellostoma stouti 91
Litteratur über die Entwickelung der Myxinoiden 100

IV. Capitel. **Selachier** (Elasmobranchier, Knorpelfische) . . . . . 101—152
Die Fortpflanzung und die Eier 101
Uebersicht der Entwickelungsvorgänge und die Stadien von Balfour 102
Das Ei und die Befruchtung bei Pristiurus melanostomus . . 105
Die Befruchtung und die Furchung bei Torpedo ocellata . . 107
Periblastkerne und Nebenspermakerne 111
Die Gastrulation und die Keimblätter 114
Vergleich der Keimblätterbildung der Selachier mit derjenigen der Amphibien 122
Die Entstehung des Medullarrohres 124
Die Vorgänge am Schwanzende 127
Die Differenciation im Mesoderm und die mesodermalen Organe 132
Der Darmkanal der Selachierembryonen 143
Litteratur über die Entwickelung der Selachier 147

Nachtrag: Die Furchung der Selachier betreffend 151

V. Capitel. **Ganoiden** (Schmelzfische, Schmelzschupper, Glanzschupper) . . . . . 153—168
Die Entwickelung von Acipenser 153
Die Entwickelung von Amia calva 158
Die Entwickelung von Lepidosteus 163
Die Vorniere der Ganoiden 166
Litteratur über die Entwickelung der Ganoiden 167

VI. Capitel. **Teleosteer** (Knochenfische) . . . . . 169—218
Das Laichen 169
Die Richtungskörper und die Befruchtung 170
Die Furchung der Knochenfische und die Entstehung des Periblastes 172
Die Furchung beim Lachs und bei der Forelle 178
Die Gastrulation der Teleosteer 180
Physiologisches, Experimentelles und Teratologisches zur Gastrulation der Teleosteer 183

Seite
Die Bildung des Medullarrohres bei den Teleosteern . . . 187
Darmepithel und Chorda beim Lachs und bei der Forelle . . 191
Das Hinterende der Embryonalanlage, Randknopf, Kupffer-sche Blase, Bildung des Schwanzes 197
Die mesodermalen Anlagen. Ursegmente, Seitenplatten, Flossenanlagen, Vorniere und Urniere, Gefäßanlagen 202
Die Metamorphose einiger Knochenfische 211
Litteratur über die Entwickelung der Teleosteer 214

VII. Capitel. **Dipnoer** (Lurchfische) . . . . . 219—233
Die Entwickelung von Ceratodus Forsteri 219
Die Entwickelung von Lepidosiren paradoxa 227
Litteratur über die Entwickelung der Dipnoer 233

VIII. Capitel. **Amphibien** (Lurche) . . . . . 234—313
Eiablage und Brutpflege. A) Anuren 235
B) Urodelen 239
Richtungskörper, Befruchtung, Eihüllen 240
Bastardbefruchtung bei Amphibien 243
Die Furchung der Amphibien 244
Experimentelle Untersuchungen über die Furchung des Frosches 249
Die Lage der Medianebene 249
Der Einfluß der Schwerkraft 251
Trennung der Blastomeren (Durchschnürungsexperimente) . 252
Die Furchung der flachgedrückten Eier 252
Experimente über die physikalischen und chemischen Bedingungen der Froschfurchung 254
Andere Experimente 256
Blastula und Gastrula. A) Anuren 258
B) Urodelen 267
Beobachtungen und Experimente, die Gastrulation beim Frosche betreffend 270
Mesoderm, Chorda und Enteroderm. A) Anuren 273
B) Urodelen 277
Medullarplatte und Medullarrohr bei den anuren Amphibien . 280
Die entodermalen Organe beim Frosch 285
Die mesodermalen Organe des Frosches 290
Die Larven und die Verwandlung 297
Bestimmungstabelle der Larven 304
Litteratur über die Entwickelung der Amphibien 305

IX. Capitel. **Gymnophionen** (Peromelen, Schlangenlurche, Blindwühlen) . . . . . 314—332
Die Furchung und Gastrulation 316
Chorda, Mesoderm und Enteroderm 320
Das Medullarrohr und der Schluß des Blastoporus 324
Ursegmente, Vorniere und Urniere, Gonaden 326
Die Kiemen und die Larvenperiode 330
Litteratur über die Entwickelung der Gymnophionen . . . 332

Seite

X. Capitel. **Amnioten** (Uebergang zu den Amnioten) . . . 333—356
Das Ei der Reptilien und Vögel 334
Die Gastrulation bei den Reptilien 340
Darmhöhle, Chorda und Mesoderm bei den Reptilien . . . 345
Die phylogenetische Entstehung des Primitivstreifens der Vögel und Säugetiere 348
Litteratur über die Entwickelung der Reptilien 355
Litteratur über den Primitivstreifen der Vögel 357

Schlusswort 358

Register 361

Erklärung der Tafel 366

Technische Bemerkungen.

A. Härtung und Conservirung.

Zur Untersuchung der Entwickelungsvorgänge ist es meistens notwendig, die Eier oder Embryonen zu härten und sie in Schnittserien zu zerlegen. Die Bereitung und Anwendung der Härtungs- und Conservirungsmittel ist aus den Lehrbüchern der mikroskopischen Technik zu ersehen. Die besten Werke dieser Art sind:

Böhm und Oppel, Taschenbuch der mikroskopischen Technik, 4. Aufl., München 1900.
Lee, A. B., und Mayer, Paul, Grundzüge der mikroskopischen Technik, Berlin 1898.

Unter den zahlreichen Methoden, welche zur Härtung und Conservirung von Eiern und Embryonen angewandt wurden, können hier nur einige wenige erwähnt werden.

Im Allgemeinen wird man bei Eiern und Embryonen aller Art eine für die meisten Zwecke ausreichende Conservirung auf folgende Art erreichen: Man bringt die Eier in eine 4-proc. Lösung von Formol[1]; darin bleiben dieselben 8 Tage; darauf werden sie in 30-proc. Alkohol für 1 Tag, dann in 70-proc. Alkohol für 1 Tag gebracht und darauf in 95-proc. Alkohol aufbewahrt. Die Eier können auch längere Zeit (einige Wochen oder Monate) in dem Formol verbleiben. Ihrer Einfachheit wegen ist diese Methode besonders für Reisen zu empfehlen, wo andere Methoden schwerer anzuwenden sind.

Oder man kann folgende Methode verwenden: Man legt die Eier oder Embryonen auf 2—10 Stunden in wässerige Sublimatlösung (Quecksilberchlorid löst sich in kaltem Wasser in 6—7-proc. Lösung). Bei kleinen Eiern genügt eine kürzere Zeit. Es ist empfehlenswert, der Sublimatlösung 1 Procent conc. Essigsäure zuzusetzen. Darauf bringt man die Objecte in 30-proc. Alkohol auf 12—24 Stunden, dann in 70-proc. Alkohol auf 1 Tag, schließlich in 95-proc. Alkohol.

Diese beiden Methoden sind brauchbar, wenn die Untersuchung der feinsten Structurverhältnisse (Kernteilungsfiguren u. s. w.) nicht beabsichtigt ist. Auch wird man mit denselben nicht bei jedem Object gleich guten Erfolg haben. Je nach der Größe des Eies, der Menge und Beschaffenheit des Dotters sind verschiedene Methoden zu empfehlen. Folgende Methoden sind bei den Eiern der einzelnen Klassen bewährt.

1) Unter dem Namen Formol (Formalin) wird die im Handel befindliche 40-proc Lösung von Formaldehyd (Methylaldehyd) verstanden. Eine 4-proc. Lösung von Formol bedeutet natürlich 4 Teile Formol und 96 Teile Wasser.

Amphioxus.

Hatschek verwandte bei den Embryonen von Amphioxus die Kleinenberg'sche Pikrinschwefelsäure oder ganz schwache Osmiumsäure. Nach Sobotta werden die Eier von Amphioxus am besten mit Flemming-scher Lösung fixirt (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, 1897). Auch Pikrinschwefelsäure sowie auch Pikrinsäure erwiesen sich als brauchbar. Zum Schneiden wurden die Eier in Menge in Stücke vom Amnion eines Säugetierembryo eingebettet.

Cyclostomen.

In der zoologischen Station zu Neapel wurden die Eier von Petromyzon Planeri für die Untersuchung von Böhm in folgender Weise behandelt: Fixirung in Flemming'scher Lösung mit etwas größerem Gehalt an Osmiumsäure; nach $^1/_2$ Stunde Abwaschen mit dest. Wasser, Uebertragung in 30-, 70- und 90-proz. Alkohol (Böhm, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 32, p. 635).

Herfort conservirte die Eier von Petromyzon fluviatilis mit Sublimat-Eisessig und mit den Mischungen von vom Rath: Pikrinplatinchloridessigsäure und Pikrinosmiumplatinchloridessigsäure. Färbung mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin.

Bei den Eiern von Bdellostoma erreichte Doflein die beste Conservirung mit Sublimat-Eisessig und mit Zenker's Flüssigkeit. Damit die Flüssigkeit rascher eindringe, machte er in einiger Entfernung vom Embryo Einschnitte in die Schale.

Selachier.

Nach Rückert ist für alle Stadien gesättigte wässerige Sublimatlösung zu empfehlen; für Furchungsstadien sind derselben 5 Procent conc. Essigsäure beizufügen. Für späte Stadien ist auch Solutio Perenyi sehr brauchbar.

In der zoologischen Station zu Neapel wird zur Conservirung von Selachierembryonen folgende Methode gebraucht: koncentrirte Sublimatlösung in Meerwasser (in Meerwasser löst sich über 15 Proc. Sublimat) für 5—10 Minuten, nachher Auswaschen mit jodhaltigem Alkohol (35-proc. Alkohol mit 2,5 Proc. alkoholischer Jodtinctur), dann 70-proc. Alkohol, schließlich 95-proc. Alkohol. — Es empfiehlt sich, die Embryonen in situ auf dem Dotter zu härten und den Dotter erst später abzuschneiden.

Ganoiden.

Die Eier derjenigen Ganoiden, welche totale Furchung haben, kann man nach den für die Amphibien angegebenen Methoden conserviren: bei denjenigen Ganoiden, welche partielle Furchung haben, sind die für Teleosteer empfohlenen Methoden zu versuchen.

Teleosteer.

Für die Eier des Lachses und der Forelle habe ich folgende Methode brauchbar gefunden: Einlegen in $^1/_2$-proc. Chromsäure mit etwas Salpetersäure (etwa $^1/_2$ Procent) für 24 Stunden, dann in Wasser für 12 Stunden, nachher Anstechen der Eihaut mit einer Nadel, darauf 30-proc. Alkohol für 12—24 Stunden, dann 70-proc. Alkohol für 24 Stunden, schließlich 95-proc. Alkohol. Später kann man das Blastoderm oder den Embryo

mitsamt dem Periblast von der Dotterkugel abheben [1]). Färbung mit Alauncochenille nach Czokor (24 Stunden oder länger).

Goronowitsch conservirte die Lachseier in Kleinenberg'scher Flüssigkeit (3 Stunden), dann successive in 40-, 70- und 90-proc. Alkohol. Er entfernte die Eihülle 10 Minuten nach dem Einlegen in die erstgenannte Flüssigkeit.

Eine ähnliche Methode wandte Henneguy bei Forelleneiern an und berichtet, daß bei derselben auch die Kernteilungsfiguren sehr gut erhalten bleiben. Einlegen in Kleinenberg'sche Flüssigkeit (Pikrinschwefelsäure) mit Zusatz von Eisessig (10 Teile auf 100) für 10 Minuten. Eröffnung des Eies in Wasser mit 10 Procent Essigsäure. Herausnehmen des Embryo, welcher auf einige Stunden in Kleinenberg'sche Flüssigkeit gebracht wird; dann successive 60-, 75-, 90-proc. Alkohol, und schließlich Alcohol absolutus. Färbung mit alkoholischem Boraxkarmin, saurem Alaunkarmin oder Hämatoxylin. — Ein wenig verschieden ist die Methode von H. Virchow und Korsch (s. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 51, 1898, p. 184).

Harrison verwandte für Salmonideneier eine gesättigte Lösung von Sublimat in 5-proc. Essigsäure. — Eine ähnliche Methode empfiehlt A. Böhm: Die Eier kommen in eine Sublimatlösung mit 20 Procent Essigsäure; schon nach weniger als $^1/_2$ Minute trübt sich der Keim, ist also abgetötet. Alsdann überträgt man die Eier in eine ebensolche Sublimatlösung mit 5 Proc. Essigsäure; nach $^3/_4$ Stunden kommen die Eier in 70-proc. Alkohol (mit ein paar Tropfen Jodtinctur), und wiederum nach $^3/_4$ Stunden wird der Embryo mit einem scharfen Rasirmesser von der Dotterkugel abgetragen und in 70—80-proc. Alkohol aufbewahrt.

Dipnoer.

Die Eier der Dipnoer können mit denselben Methoden behandelt werden wie die Amphibieneier.

Amphibien.

Blochmann (Zoolog. Anz., 1889) empfahl für Froscheier folgende Methode: Einlegen in Flemming'sche Lösung (Chrom-Osmium-Essigsäure) für einige Stunden. Auswaschen mit Wasser. Entfernung der Gallerthüllen durch Eau de Javelle (1 Teil auf 3 Teile Wasser) in 15—30 Minuten. Sorgfältiges Auswaschen mit Wasser. 30-proc. Alkohol, dann 70-proz. Alkohol. Aufbewahrung der Eier im Dunkeln. Färbung mit Boraxkarmin.

O. Hertwig (1892) conservirte Froscheier in 1-proc. Chromsäure mit Zusatz von 0,2 Proc. Essigsäure. Nach genügender Erhärtung wurden die Gallerthüllen nach der Angabe von Blochmann (s. oben) durch vorsichtiges Schütteln in Eau de Javelle entfernt und die so freigelegten Embryonen in 85-proc. Spiritus aufgehoben.

Aehnlich ist die Methode von R. Fick: Die Eier werden in Chrom-Essigsäure ($^1/_4$ Proc. Chromsäure, $^1/_{10}$ Proc. Eisessig) eingelegt für 24 Stunden, dann geschält, dann 24 Stunden in fließendem Wasser belassen, dann in 60-proc. Alkohol für 1 Tag, 80-proc. Alkohol für 1 Tag, mit alkoholischem Boraxkarmin 24 Stunden gefärbt, mit salzsaurem 70-proc. Alkohol ausgezogen, dann 90-proc. Alkohol, Bergamottöl (2—4 Stunden, nicht länger), Paraffin $^1/_2$—1 Stunde (nicht länger).

1) Der Embryo und der Dotter sind bei dieser Methode vollständig gehärtet. Ich habe ein Mißtrauen gegen diejenigen Methoden, bei welchen der Embryo vom Dotter abgenommen wird, bevor die Härtung beendet ist.

Oscar Schultze verwandte für Froscheier folgende Methode: Fixiren in heißem Wasser (80—90° C) 5—10 Minuten. Herauschneiden aus der Gallerte und Eihaut. Abspülen in Wasser, Uebertragen in 70-proc. Alkohol. Bald schneiden! Vorher 6—12 Stunden in Alcohol absolutus, 2—4 Stunden in Bergamottöl, 20 Minuten in Paraffin.

Oscar Schultze bevorzugt in neuerer Zeit (1899) folgendes Verfahren: „Ich übertrage die Eier nach Entfernung der Gallerthülle mit der Schere (bis auf die der Dotterhaut anhaftende innerste Gallerthülle) in 2-proc. wässerige Formalinlösung von 75 bis höchstens 80° C. für 5 Minuten. Bis die Eier zur weiteren Untersuchung kommen, bleiben sie in 2-proc. Formalinlösung in der schützenden Hülle. Zur Einbettung empfehle ich: aus der Formalinlösung in Alkohol von 70 und 95 Proc., dann in Bergamottöl je mindestens 2 Stunden; darauf je 10 Minuten in einmal gewechseltes Paraffin zur definitiven Einbettung."

Zum Fixiren der Eier und Embryonen von Gymnophionen wurden von Brauer 0,5-proc. Chromsäure, ferner Chromosmiumessigsäure oder Sublimat benutzt.

Noch einige andere Methoden für Amphibieneier findet man in dem erwähnten Buche von Lee und Mayer, p. 278—280, und in demjenigen von Böhm und Oppel, p. 182—186 zusammengestellt.

B. Schnitte und Schnittserien.

In Bezug auf die Bezeichnungsweise der Schnittebenen merke man Folgendes.

Man bezeichnet als Medianebene die Symmetrieebene des Körpers, also diejenige Ebene, welche den Körper in zwei symmetrische Hälften teilt, d. h. die rechte und linke Seite scheidet. Schneidet man einen Tierkörper in der Medianebene, so heißt der Schnitt Medianschnitt. Was genau in der Medianebene liegt, wird median genannt: was ihr genähert oder zugewandt ist, medial; was von ihr entfernt oder abgewandt ist, lateral.

Ebenen, welche der Medianebene parallel sind, heißen Sagittalebenen, die betreffenden Schnitte Sagittalschnitte[1]). — Eine Linie, welche in der Medianebene entsprechend der Längsrichtung des Tieres in der Mitte des Tierkörpers verläuft, heißt die Längsachse. Bei Wirbeltieren wird die Längsachse annähernd durch die Richtung der Chorda oder Wirbelsäule angegeben. — Ebenen, welche senkrecht zur Längsachse gehen, heißen Transversalebenen, die betreffenden Schnitte Transversalschnitte oder Querschnitte. — Ebenen, welche der Längsachse parallel und auf der Medianebene senkrecht sind, heißen Frontalebenen, die betreffenden Schnitte Frontalschnitte[2]).

Wenn man mit starker Vergrößerung beobachtet, so kann man nicht gleichzeitig höhere und tiefere Stellen des Objectes sehen, sondern das Mikroskop zeigt nur diejenigen Gebilde, welche in einer ganz bestimmten Ebene liegen; man erhält daher ein ähnliches Bild, wie es ein Schnitt durch das Object zeigen würde. Ein solches Bild nennt man einen

1) Statt Sagittalebene wird auch das Wort Paramedianebene gebraucht.

2) Man möge sich diese Bezeichnungen am menschlichen Körper klar machen. Die Medianebene geht mitten durch das Gesicht und den Leib und trennt rechte und linke Hälfte. Die Längsachse geht vom Scheitel zu den Füßen. Die Sagittalschnitte gehen parallel der Medianebene von der Bauchseite zur Rückenseite. Die Frontalschnitte gehen parallel der Stirn, also parallel der Dorsal- und Ventralseite.

optischen Schnitt; je nach der Lage des Objectes kann derselbe natürlich ein Querschnitt, ein Frontalschnitt oder sonst irgend ein Schnitt sein.

Was man am Oberflächenbilde oder auf dem optischen Schnitte gesehen hat, das soll man womöglich auch noch auf wirklichen Schnitten genauer untersuchen. Für viele Fragen (z. B. für die Keimblätterbildung der Knochenfische) sind die an optischen Schnitten am lebenden Embryo gemachten Beobachtungen nahezu wertlos, wenn sie nicht auf Schnitten bestätigt sind.

Zum Zweck der Anfertigung von Schnittserien werden die Objecte in Paraffin oder in Celloidin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. Die Methoden der Herstellung von Schnittserien sind in den Lehrbüchern der mikroskopischen Technik angegeben, welche am Anfang des vorigen Abschnittes citirt sind (p. 1).

Wenn man eine Schnittserie vor sich hat, stelle man zuerst fest, ob sie genau in querer, sagittaler oder frontaler Richtung geht; ist das nicht der Fall, so lege man sie vorerst beiseite, denn nur sehr geübte Embryologen können schiefe Schnitte interpretiren. Es sind schon viele Irrtümer dadurch in die Litteratur gekommen, daß Autoren an schiefen Schnitten beobachteten, ohne sich darüber klar zu werden.

Man kombinire im Geiste die Querschnittbilder mit dem Oberflächenbilde und mit dem Bilde des Medianschnittes; bei schwierigen Objecten verwende man die nachher beschriebenen Reconstructionsmethoden. — Man zeichne in der Publication zahlreiche Querschnitte und gebe in einem Uebersichtsbilde ihre Lage im Embryo an.

C. Reconstructionen.

a) Construction des Grundrisses. Zum Studium langgestreckter Embryonen oder flach ausgebreiteter Gebilde, z. B. des in Ausbreitung begriffenen Blastoderms der meroblastischen Wirbeltiere, empfiehlt es sich, aus der Schnittserie den Grundriß zu construiren.

Man zeichnet mit dem Zeichenapparat alle Schnitte, oder jeden 2., jeden 5., jeden 10. oder 20. Schnitt (je nach der Größe des Objectes und nach der erforderlichen Genauigkeit). Bei diesen Bildern brauchen nur diejenigen Organe genau dargestellt zu werden, welche in den Grundriß eingetragen werden sollen. Dann vergrößert man ein vor dem Einbetten des Objectes (mit dem Zeichenapparat) gezeichnetes Bild der Umrisse des Objectes, oder eine vor dem Einbetten aufgenommene Photographie auf den Maßstab der Schnittbilder, indem man bei einer Querschnittserie die größte Breite des Bildes (bei einer Längsschnittserie die große Länge des Bildes) mit der Länge des Bildes des längsten Schnittes übereinstimmen läßt. Dann stellt man die Zahl der Schnitte fest, welche das Object gegeben hat, und mißt, wie viel Millimeter die Länge (wenn eine Längsschnittserie vorliegt, die Breite) des aufgezeichneten Bildes beträgt. Dann dividirt man die erste Zahl durch die zweite, und erfährt dadurch, wie viel Schnitte der Länge eines Millimeters in der Länge (resp. Breite) des Bildes entsprechen. Dann kann man ausrechnen, wo die Querlinie (resp. die Längslinie) liegt, die einem beliebigen Schnitt, den man gezeichnet hat, entspricht, und kann dieselbe einzeichnen. Nachdem man für sämtliche gezeichnete Schnitte die Querlinien (resp. Längslinien) eingezeichnet und mit Nummern versehen hat, nimmt man mit dem Zirkel an jedem einzelnen Schnitt-

bild diejenigen Dimensionen ab, welche für die Grundrißconstruction von Wichtigkeit sind (z. B. Ausdehnung des Entoderms oder Mesoderms), und überträgt dieselben auf das Constructionsbild. Wenn etwa die Länge eines Schnittbildes nicht ganz mit der Breite (resp. Länge) der betreffenden Schnittlinie übereinstimmt, so zeigt dies, daß man ungenau gezeichnet hat, und kann man nötigenfalls noch Correcturen des Umrißbildes oder des Schnittbildes vornehmen. Indem man schließlich auf dem Constructionsbild die eingetragenen Punkte zu Linien verbindet, stellt man den Grundriß für die einzelnen Gebilde des Objectes fest.

b) Projective Construction. Ein ähnliches Verfahren ist die von His angewandte projective Construction. Es wird bei einer bestimmten Vergrößerung eine Zeichnung des Objectes aufgenommen, und bei derselben Vergößerung werden die Schnitte gezeichnet. Hat man z. B. einen Embryo in der Seitenansicht bei 50-facher Vergrößerung gezeichnet, von demselben eine Querschnittserie gefertigt, deren Schnitte 20 μ dick sind, und die Schnittbilder ebenfalls bei 50-facher Vergrößerung gezeichnet, so entspricht dann der Abstand zweier Schnittbilder gerade einem Millimeter; folglich kann man eine Pause der Profilzeichnung auf Millimeterpapier legen, so daß die Richtung der Linien der Richtung der Schnitte entspricht: dann kann man mit dem Zirkel auf den Millimeterlinien die Entfernungen der Organe von der Oberfläche des Objectes eintragen und durch Verbindung der Punkte den Umriß des Objectes gewinnen.

Es ist zu empfehlen, vor dem Schneiden des Objectes an dem Paraffinblock Richtebenen anzubringen und beim Eintragen der Maße von den Richtungslinien auszugehen. Die Methode der Anbringung von Richtungsebenen ist in der am Ende dieses Abschnittes citirten Litteratur, sowie in dem oben erwähnten Taschenbuch der mikroskopischen Technik von Böhm und Oppel, p. 70—76, beschrieben. Ebenda findet man auch eine eingehendere Darstellung der Methoden graphischer Reconstruction.

c) Reconstruction durch Plattenmodell. Eine mühsame, aber wegen ihrer Exactheit sehr wertvolle Methode der embryologischen Forschung ist die Herstellung von Plattenmodellen[1]). Die Schnitte werden auf Wachsplatten aufgezeichnet, die Wachsplatten ausgeschnitten und auf einander gelegt. Ich verweise auf die am Ende dieses Abschnittes aufgeführte Litteratur, insbesondere auf die Beschreibung, welche Professor Born in der neuesten Auflage des Taschenbuches der mikroskopischen Technik von Böhm und Oppel gegeben hat (p. 73—78).

Die Wachsplatten von bestimmter Dicke kann man nach der von Born (1888) angegebenen Methode herstellen oder von der Firma Georg Grübler (Mikrosk.-chemisches Laboratorium) in Leipzig beziehen.

D. Zeichnen und Photographiren.

a) Zeichnen mit dem Zeichenapparat. Um ein richtiges Bild eines mikroskopischen Objectes anzufertigen, bedient man sich des

1) Die Plattenmodellirmethode ist für embryologische Objecte zuerst von W. His ausgebildet und erfolgreich angewandt worden. Die ersten Constructionen mittelst ausgeschnittener Platten machte Professor His in Verbindung mit meinem Vater, Dr. Adolph Ziegler, indem bei der Modellirung von Hühnchenembryonen einzelne Schnitte auf Blech aufgezeichnet und ausgeschnitten wurden, um, in passender Höhe über einander befestigt, als Grundlage für ein Thonmodell zu dienen. — Die Wachsplatten von bestimmter Dicke, welche jetzt meist angewendet werden, sind von Born eingeführt worden. Born hat mit Platten von 1 mm Dicke Modelle von ausgezeichneter Genauigkeit hergestellt.

Zeichenapparates. Da man in der Regel bei schwachen Vergrößerungen zeichnet, um ein größeres Gesichtsfeld zu haben, so muß man die Einzelheiten nachher bei stärkerer Vergrößerung beobachten und nach freiem Augenmaß eintragen.

Die Vergrößerung ist beim Zeichnen mit dem Zeichenapparat nicht allein von dem Objectiv und dem Ocular, sondern auch von der Höhe des Zeichentisches abhängig. Sie wird am besten in der Weise bestimmt, daß man einen Objectivmikrometer oder einen kleinen Maßstab auf den Objecttisch legt, das Bild desselben zeichnet und dann die Vergrößerung abmißt. Hat man z. B. einen Objectivmikrometer benutzt, bei welchem 1 mm in 100 Teile geteilt ist, und mißt ein Teil in der Zeichnung 3 mm, so ist die Vergrößerung eine 300-fache.

Es ist wohl zu beachten, ob der Zeichenapparat für horizontale oder für schiefe Stellung der Zeichenfläche eingerichtet ist, da sonst das Bild in einer Richtung ein wenig verzerrt wird. Bei den meisten Zeichenapparaten ist ein etwa in einem Winkel von 30° aufwärtsgehender Zeichentisch nötig. Um zu erproben, ob keine Verzerrungen stattfinden, legt man einen Objectivmikrometer unter das Mikroskop in mehreren Richtungen und beachtet, ob in jedem Falle die Größe der gezeichneten Teile dieselbe bleibt.

b) Vergrößerung und Verkleinerung von Zeichnungen. Um eine Zeichnung genau auf eine bestimmte Größe zu vergrößern oder zu verkleinern, bedient man sich eines sogenannten Netzes. Man legt in gleichmäßigen Abständen horizontale und verticale Linien über das Bild (die Linien können auf durchsichtiges Pauspapier aufgezeichnet sein); dann zeichnet man ein entsprechendes Netz in der gewünschten Vergrößerung oder Verkleinerung und trägt die Zeichnung in dasselbe ein.

Wenn man eine Zeichnung in der Weise vergrößern oder verkleinern will, daß man sich nur einige Maße als Anhalt nimmt, so kann man sich eines Vergrößerungswinkels bedienen. Einen solchen erhält man in folgender Weise; man construirt über der gewünschten Dimension ein gleichschenkliges Dreieck, dessen Schenkel die Länge der gegebenen Dimensionen haben; will man dann eine beliebige Dimension in demselben Verhältnis vergrößern, so trägt man sie von der Spitze des gleichschenkligen Dreieckes auf die beiden Schenkel ab, und es stellt dann die Entfernung der Endpunkte dieser Abschnitte die gesuchte Dimension dar. — Oder man stellt den Vergrößerungswinkel in folgender Art her. Auf einem Stück Millimeterpapier trägt man die gegebene Dimension auf einer der horizontalen Linien ab; am Ende dieser Strecke trägt man die gewünschte Dimension in verticaler Richtung auf. Dann verbindet man die beiden freien Endpunkte der beiden Strecken durch eine Linie. Wenn man nun irgend eine andere Dimension des gegebenen Bildes von dem Anfangspunkt der erstgezeichneten horizontalen Linie auf derselben abträgt, so erhält man jeweils die gewünschte Dimension, indem man die zugehörige verticale Strecke mit dem Zirkel abnimmt.

Selbstverständlich kann man durch photographisches Verfahren die genauesten Vergrößerungen oder Verkleinerungen von Zeichnungen erhalten.

c) Photographiren der Embryonen. Es ist von großem Vorteil, wenn man Embryonen, welche in Schnittserien zerlegt werden sollen, vor dem Einbetten photographisch aufnimmt. Hat man einen vertical stehenden mikrophotographischen Apparat, so kann man das Object in einem mit Alkohol gefüllten Schälchen photographiren. Es

ist dabei empfehlenswert, einen kleinen Maßstab neben das Object zu legen und denselben mit aufzunehmen. Das Object kann mittelst einer Beleuchtungslinie von oben beleuchtet werden. In diesem Falle exponirt man bei Sonnenlicht einige Minuten, bei Lampenlicht (Auerbrenner) etwa eine halbe Stunde oder länger.

Litteratur über die Technik.

Böhm, A., *und* **Oppel, A.,** *Taschenbuch der mikroskopischen Technik, 4. Aufl., München 1900.*

Born, G., *Die Plattenmodellirmethode. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 22, 1883.*

— *Noch einmal die Plattenmodellirmethode. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 5, 1888.*

— *Reconstructionsmethoden, in: Taschenbuch der mikroskopischen Technik von Böhm u. Oppel, 4. Aufl., München 1900.*

Born, G., *und* **Peter, K.,** *Zur Herstellung von Richtebenen und Richtlinien. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 15, 1898.*

His, W., *Ueber die Methoden der plastischen Reconstruction. Anat. Anz., Bd. 2, 1887.*

Kastschenko, N., *Methode zur genauen Reconstruction kleiner mikroskopischer Gegenstände. Arch. f. Anat. u. Entwicky., 1886.*

— *Die graphische Isolirung. Anat. Anz., Bd. 2, 1887.*

— *Die graphische Isolirung bei mittleren Vergrösserungen. Ebenda.*

Keibel, F., *Ein kleiner Hilfsapparat für die Plattenmodellirmethode. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 11, 1894.*

Lee, A. B., *und* **Mayer, Paul,** *Grundzüge der mikroskopischen Technik, Berlin 1898.*

Peter, K., *Demonstration des Born-Peter'schen Verfahrens zur Herstellung von Richtebenen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch., 1899.*

Schaper, A., *Zur Methodik der Plattenmodellirung. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 13, 1887.*

Strasser, H., *Ueber die Methoden plastischer Reconstruction. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 4, 1887.*

I. CAPITEL.

Uebersicht der Entwickelungsvorgänge bei den Wirbeltieren.

Zugleich

Erklärung der Fachausdrücke.

Eizelle und Samenzelle.

Alle Wirbeltiere vermehren sich ausschließlich durch geschlechtliche Fortpflanzung (Amphigonie)[1].

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung nimmt das neue Individuum seinen Ursprung von zwei Geschlechtszellen, nämlich der männlichen Geschlechtszelle, der Samenzelle (dem Spermatozoon), und der weiblichen Geschlechtszelle, der Eizelle (dem Ovulum). Wenn die Samenzelle und die Eizelle zusammentreffen, vereinigen sie sich, indem die Samenzelle in die Eizelle eindringt. Der Kern der Samenzelle verschmilzt mit dem Kern der Eizelle. Der Vorgang der Vereinigung der Samenzelle und der Eizelle heißt die Besamung, die dann folgende Verschmelzung der Kerne bildet die Befruchtung[2]. Die so entstandene Zelle wird befruchtete Eizelle genannt; da sie den Ausgangspunkt der Entwickelung des Individuums bildet und mit ihr die Furchung beginnt, heißt sie auch erste Furchungszelle.

Bei nahezu allen Wirbeltieren sind die Geschlechter getrennt, d. h. die beiden Arten von Geschlechtszellen werden von zweierlei Individuen hervorgebracht, den Weibchen und den Männchen (Geschlechtstrennung, Gonochorismus). Die Eizelle ist also die Fortpflanzungszelle des weiblichen Organismus, die Samenzelle diejenige des männlichen. Wenn aber ein Individuum beiderlei Geschlechtszellen, männliche und weib-

1) Die Parthenogenese (Jungferzeugung), d. h. die Entwickelung unbefruchteter Eier, welche sich (meist neben der geschlechtlichen Fortpflanzung) bei manchen wirbellosen Tieren (Trematoden, Crustaceen, Insecten u. a.) findet, kommt bei den Wirbeltieren nicht vor. Ebensowenig die anderen Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, nämlich Teilung, Sprossung und Brutknospenbildung.

2) Es ist wohl zu unterscheiden zwischen der Begattung und der Befruchtung. Bei der Begattung werden die Samenzellen in die weiblichen Geschlechtsorgane gebracht, wo sie nachher (manchmal erst nach Tagen oder Wochen) zur Besamung der Eizellen gelangen und so die Befruchtung ausführen.

liche hervorbringt, so heißt dasselbe ein Zwitter oder Hermaphrodit (Zwitterbildung, Hermaphroditismus). — Als echte Zwitter kann man solche Tiere bezeichnen, bei welchen jedes Individuum normalerweise Eizellen und Samenzellen erzeugt[1]). Echter Hermaphroditismus ist unter den Wirbeltieren nur in wenigen vereinzelten Fällen vorhanden; er kommt nur bei einigen Teleosteern vor, nämlich bei Chrysophrys aurata und bei manchen Serranusarten[2]). — Ausnahmsweise, d. h. als Abnormität, findet man Hermaphroditismus auch bei einigen anderen Teleosteern (Gadus morrhua, Scomber, Clupea harengus u. a.). Von diesen und anderen Fällen anormaler Zwitterbildung kann hier abgesehen werden.

Das weibliche Organ, in welchem die Eizellen sich ausbilden, ist der Eierstock (Ovarium), das männliche Organ, in welchem die Samenzellen sich entwickeln, ist der Hode (Testis). Für Eierstock und Hoden giebt es eine gemeinsame indifferente Bezeichnung: Keimdrüse, Gonade. In der Embryonalentwickelung bemerkt man zur Zeit der Differenzirung der Organe einige durch besondere Größe auffällige Zellen, welche weiterhin die Gonade bilden und durch mehrfache Teilungen den Eizellen oder Samenzellen den Ursprung geben: diese Zellen nennt man Genitalzellen oder Ureier[3]). Bei allen Wirbeltieren erscheinen die Genitalzellen in einem Teil des Epithels der Leibeshöhle (Cölomepithels), am dorsalen Teil der Leibeshöhle; dieser Teil des Epithels der Leibeshöhle, welcher die Ureier enthält, heißt Keimepithel oder Geschlechtsepithel. — Die Anlage der Gonade ist in der ersten Zeit indifferent, d. h. es ist anfangs nicht zu erkennen, ob sie sich zu einem Eierstock oder einem Hoden weiterentwickeln wird.

Im Zustand der Reife unterscheiden sich die Eizelle und die Samenzelle bei allen Tieren dadurch, daß die Eizelle relativ groß ist, da sie eine große Menge Nährmaterial für die Entwickelung des jungen Organismus mitbringt; dagegen ist die Samenzelle klein und meistens sehr beweglich.

In Anbetracht ihrer Fähigkeit, sich selbständig zu bewegen, hat

---

1) Bei echten Zwittern kann das einzelne Tier zuerst als Männchen und später als Weibchen fungiren (Protandrie), oder zuerst als Weibchen und später als Männchen (Protogynie), oder bei wechselseitiger Begattung gleichzeitig als Männchen und als Weibchen; oder es findet Selbstbefruchtung statt, was aber selten ist. — Echte Zwitter sind z. B. die meisten Turbellarien, Trematoden und Cestoden, viele Anneliden (Regenwurm u. a.), viele Schnecken und einige Muscheln.

2) Bei Chrysophrys wie bei den Serranusarten ist der Hoden jederseits in der Wand des Eierstockes gelegen. Bei Chrysophrys scheint Protandrie zu bestehen, bei Serranus wird Selbstbefruchtung angenommen (Dufossé, De l'hermaphrodisme chez le Serran, Ann. d. Sc. natur., S. 4, T. 5, Paris 1856. — J. Brock, Beitr. zur Anat. u. Hist. der Geschlechtsorgane der Knochenfische, Morphol. Jahrb., Bd. 4, 1878). — Beiläufig will ich erwähnen, daß man bei männlichen Kröten am Vorderende des Hodens ein Organ findet, welches als zwitterige Anlage betrachtet wird; es ist das Bidder'sche Organ, welches auch bei weiblichen Kröten vorkommt. Dasselbe enthält bei Männchen Eizellen und dabei auch samenbildende Zellen. Da aber die Eizellen nicht als solche in Function treten, liegt hier kein echter Hermaphroditismus vor.

3) Während die Genitalzellen bei manchen wirbellosen Tieren schon früh, manchmal schon während der Furchung sich differenziren, werden sie bei Wirbeltieren immer erst relativ spät bemerkbar, manchmal erst dann, wenn im Uebrigen schon nahezu die Form und Organisation des ausgebildeten Tieres vorhanden ist.

man den Samenzellen den Namen Samentierchen, Spermatozoa, gegeben[1]). Bei den meisten Tieren, insbesondere bei allen Wirbeltieren, haben die Samenzellen eine schlanke, fadenförmige Gestalt (Samenfäden) und können sich in schlängelnder Weise schwimmend fortbewegen um zu den Eizellen zu gelangen[2]). Wahrscheinlich geht meistens von den Eizellen ein chemischer Reiz aus, durch welchen die Spermatozoen angezogen werden (Chemotropismus).

Die Samenfäden setzen sich aus 3 Teilen zusammen, aus dem Kopf, dem Mittelstück und dem beweglichen Faden (Schwanzfaden). Der Kopf ist spießförmig, kegelförmig oder mandelförmig: an den Kopf schließt sich das Mittelstück an, welches gewöhnlich nur eine geringe Größe hat und oft nur ein kleines Knöpfchen am Hinterende des Kopfes bildet. Dann folgt der Faden, welcher sehr fein und im Verhältnis zum Kopf meist sehr lang ist: manchmal besitzt der Faden einen undulirenden Saum (Fig. 1). Die Fortbewegung des Spermatozoons beruht auf der Bewegung des Fadens, welche man mit der Bewegung der Geißel einer Geißelzelle vergleichen kann. Stets geht bei der Bewegung der Kopf voran. Der Faden ist nur das Bewegungsorgan der Samenzelle und hat für die Befruchtung keine Bedeutung. Der Kopf enthält den Kern der Samenzelle, er besteht sogar fast ausschließlich aus der färbbaren Kernsubstanz, aus Chromatin[3]). Man kann bei der Entwickelung der Spermatozoen

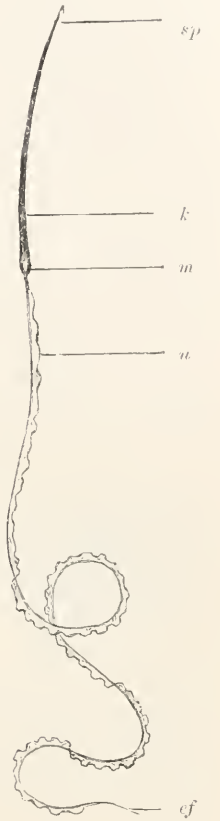


Fig. 1. Samenfaden von Salamandra maculata. *k* Kopf, *m* Mittelstück, *ef* Endfaden, *sp* Spitze, *u* undulirende Membran. (Nach O. Hertwig.)

1) Die Spermatozoen wurden im Jahre 1677 entdeckt. Ein Student Hamm in Leyden bemerkte dieselben bei mikroskopischer Untersuchung des Samens und machte seinen Lehrer Leeuwenhoek darauf aufmerksam. Dieser veröffentlichte die Beobachtung und knüpfte daran die Theorie, daß die Samentierchen die präexistirenden Keime der Tiere seien; diese Ansicht wurde dann von der Schule der Animalculisten vertreten, während die Ovisten behaupteten, daß das junge Individuum im Ei vorgebildet sei. Beide Theorien sind unrichtig, da die Eizelle und die Samenzelle zwei einfache Zellen sind, welche mit einander verschmelzen müssen und welche in Hinsicht der Vererbung der Eigenschaften auf die Entwickelung des neuen Individuums gewöhnlich einen nahezu gleich starken Einfluß haben.

2) Wenn die Samenzellen nicht darauf angewiesen sind, die Eizellen im Wasser oder in den weiblichen Genitalorganen aufzusuchen, so können sie eine annähernd kugelige oder kegelförmige Gestalt haben, wie es bei den Nematoden und bei manchen Crustaceen der Fall ist. Bei den Nematoden gelangen die Spermatozoen bei der Begattung in das Receptaculum seminis, durch welches die Eier beim Austritt aus dem Ovarium hindurchgehen müssen. Bei manchen Daphniden, bei welchen die Spermatozoen die runde Form gewöhnlicher Zellen haben, werden dieselben bei der Begattung in den Brutraum des Weibchens gebracht, in welchen auch die Eier aus dem Ovarium austreten.

3) Als Chromatin bezeichnet man diejenige Substanz oder dasjenige Gemisch von Substanzen, welches das färbbare Kerngerüst bildet, ohne Rücksicht auf die

schrittweise verfolgen, wie das Chromatingerüst des Kernes zu einer schmalen, compacten Masse sich zusammenzieht, aus welcher dann der Kopf des Spermatozoons entsteht. Der Schwanzfaden nimmt seinen Ursprung im Zellkörper. Dasselbe gilt wahrscheinlich auch von dem Mittelstück; dasselbe ist dadurch wichtig, daß es die Centrosomen enthält, wie sich dies nach dem Eindringen des Spermatozooenkopfes in die Eizelle zeigt [1]).

Die Eizelle hat gewöhnlich eine kugelige Gestalt und besitzt eine im Vergleich zu anderen Zellen ganz außerordentliche Größe, weil sie stets mit einer Menge von Nährmaterial beladen ist. Die Eizellen der Reptilien und Vögel sind die größten Zellen, welche überhaupt im Tierreiche vorkommen [2]).

Wie bei jeder Zelle, so sind auch bei der Eizelle als wichtigste Bestandteile der Kern und das Protoplasma zu nennen; dazu kommt dann das Nährmaterial, der Nahrungsdotter (das Deutoplasma) hinzu.

Der Kern (Nucleus) der Eizelle wird mit einem alten Namen als Keimbläschen (Vesicula germinativa) bezeichnet. Wie jeder Zellkern ist er von einem färbbaren Netzwerk oder Fadenwerk, dem Chromatingerüst, durchzogen. Wenn das Chromatin in Form von getrennten Fadenstücken oder Kugeln vorhanden ist, so nennt man dieselben Chromosomen. Die Flüssigkeit, welche die Zwischenräume des Kerngerüstes ausfüllt, wird Kernsaft genannt.

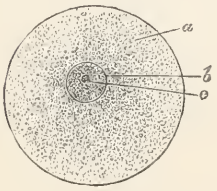


Fig. 2. Schema eines Eies (nach Gegenbaur aus Balfour). *a* Zellkörper, *b* Kern (Keimbläschen), *c* Kernkörperchen (Keimfleck).

Außer dem Chromatingerüst enthält der Eikern ein Kernkörperchen (Nucleolus), welches mit einer alten Bezeichnung Keimfleck (Macula germinativa) genannt wird [3]). Bei manchen Eiern sind mehrere Kernkörperchen vorhanden (Fig. 3). — Der Eikern besitzt eine Membran, welche manchmal sehr fein ist, manchmal aber eine deutlich wahrnehmbare Haut bildet.

Das Protoplasma der Eizelle (wie das Protoplasma aller Zellen) ist sehr wahrscheinlich keine chemisch einheitliche Substanz, sondern ein Gemisch mehrerer Substanzen, deren chemische Natur noch nicht be-

chemische Natur desselben (welche nur unvollkommen bekannt ist); gewöhnlich besteht das Chromatin hauptsächlich aus derjenigen Substanz, welche nach chemischen Reactionen als Nuclein definirt ist.

1) Die Centrosomen sind winzige Körperchen, welche in vielen, vielleicht in allen Zellen vorhanden sind und bei ruhenden Zellen in der Zweizahl neben dem Kern liegen; bei der Kernteilung bilden sie die Pole der Kernspindel und liegen also im Centrum der Protoplasmastrahlung. Sie scheinen gewissermaßen die Kraftcentren der Kernteilung zu sein. — Wenn das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, erscheint am Hinterende des Spermatozoenkopfes eine Strahlung, welche sich in dem Zellkörper der Eizelle ausbreitet; daraus kann man schließen, daß die Centrosomen ganz nahe am Hinterende des Kopfes, also im Mittelstück gelegen sind.

2) Bei den Eiern der Reptilien und Vögel stellt die gelbe Kugel im Inneren des Eies die Eizelle dar. Die Eizelle ist von der Eiweißschicht und von der Eischale umgeben.

3) Das Keimbläschen wurde von Purkinje im Jahre 1825, der Keimfleck von R. Wagner im Jahre 1836 entdeckt. Nachdem durch Schwann, Schleiden und Max Schultze die Zellenlehre begründet war (1839, 1842 und 1861), erkannte man, daß das Ei eine Zelle und das Keimbläschen der Zellkern ist.

kannt ist, welche aber sicherlich einen sehr complicirten Bau des Moleküls besitzen. Manchmal kann man auch schon mikroskopisch zweierlei Substanzen im Protoplasma der Eizellen unterscheiden, nämlich ein aus Fäden bestehendes Gerüst, die Filarmasse, und die dazwischen liegende Interfilarmasse[1]).

Außer dem Kern und dem Protoplasma enthält die Eizelle eine Menge von Nährmaterial, welches dann später während der Entwickelung allmählich aufgezehrt wird: dieses Nährmaterial bezeichnet man als Nahrungsdotter oder Deutoplasma; es sind fettartige oder eiweißstoffartige Stoffe, welche in Form von Blättchen, Körnchen, Kugeln oder Tröpfchen dem Protoplasma eingelagert sind. Das Deutoplasma ist bei den meisten Eiern in sehr großer Menge vorhanden. Infolge der Einlagerung des Deutoplasmas können die Eizellen eine solche Größe erhalten, wie sie anderen tierischen Zellen nicht zukommt. Bei dotterreichen Eiern befindet sich das Protoplasma hauptsächlich in der Umgebung des Kernes und an der Peripherie der Eizelle, während die übrige Masse der Eizelle von den deutoplasmatischen Bestandteilen ausgefüllt wird und das Protoplasma sich nur zwischen denselben hindurchzieht, wie Wasser zwischen Sand.

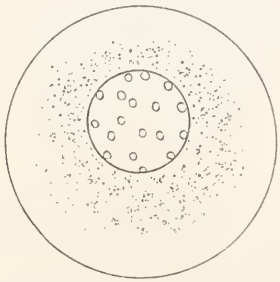


Fig. 3. Unreifes Ei aus dem Eierstock einer Forelle (nach His). Im Innern des Eies sieht man das Keimbläschen mit zahlreichen Keimflecken.

In Bezug auf die Menge der Reservestoffe und ihre Verteilung in der Eizelle unterscheidet man gewöhnlich 3 Fälle: entweder ist nur wenig Deutoplasma in dem Ei vorhanden, und das Deutoplasma ist nahezu gleichmäßig im Ei verteilt (dotterarme Eier, alecithale Eier), oder das Deutoplasma nimmt die Mitte des Eies ein, während die protoplasmatischen Teile des Eies ringsum die Deutoplasmamasse umgeben (Eier mit centralem Nahrungsdotter, centrolecithale Eier), oder der Dotter liegt mehr nach der einen Seite des Eies, die protoplasmatischen Teile mehr nach der anderen (polar differenzirte Eier, Eier mit polständigem Nahrungsdotter, telolecithale Eier). Es ist aber auf diese Unterscheidung kein großer Wert zu legen, da sie nicht streng durchführbar ist.

Bei den meisten Wirbeltieren sind die Eizellen zur Zeit der Reife polar differenzirt und telolecithal. Bei jungen Eiern im Ovarium befindet sich zwar der Eikern in der Mitte der Eizelle, und der Dotter wird zuerst in der Umgebung des Kernes abgelagert (Fig. 3). Später aber, wenn das Ei seiner Reife entgegengeht, rückt der Eikern an die Oberfläche des Eies. Daraus folgt eine polare Differenzirung des Eies. — Man nennt denjenigen Pol, an welchem der Eikern sich befindet, den animalen Pol, den anderen den vegetativen Pol[2]).

1) Siehe: Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882.

2) Zunächst ist der animale Pol durch diejenige Stelle bezeichnet, wo der Eikern an die Peripherie des Eies gekommen ist und die Bildung der Richtungskörper stattfindet. Ich möchte aber auf die Möglichkeit hinweisen, daß bei Eiern, welche relativ mäßigen Dottergehalt haben, die Polarität zur Zeit der Befruchtung sich ein wenig verändert. Denn bei der Befruchtung kann sich der weibliche Kern in der Richtung nach dem männlichen Kern verschieben. Es ist also, streng genommen, eine doppelte Polarität zu unterscheiden, erstens die Polarität bei der Reife

In Bezug auf die Verteilung des Nährmaterials ist zu bemerken, daß am animalen Pol die protoplasmatischen Bestandteile des Eies überwiegen, am vegetativen die deutoplasmatischen Bestandteile angehäuft sind[1]). Je mehr Dotter das Ei enthält, um so stärker macht sich dieser Unterschied geltend. Bei dotterreichen Eiern wird der größte Teil des Eies von dem Deutoplasma gebildet und befinden sich die protoplasmatischen Bestandteile des Eies fast ausschließlich ganz nahe an dem animalen Pol; diesen protoplasmahaltigen Teil des Eies nennt man dann die Keimscheibe (Blastodiscus). Dieselbe umschließt den Eikern und enthält keinen Dotter oder nur feine Dotterkörnchen (Fig. 4). — Wenn in solcher Weise die protoplasmatischen und die deutoplasmatischen Teile des Eies geschieden sind, so wird für die ersteren die Bezeichnung Bildungsdotter, für die letzteren die Bezeichnung Nahrungsdotter gebraucht.

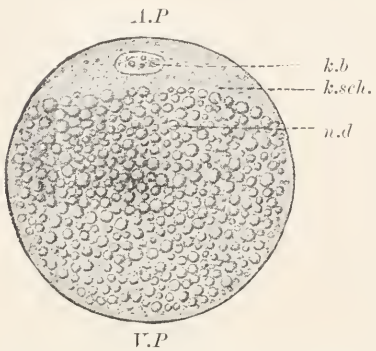


Fig. 4. Schema eines telolecithalen Eies mit reichlichem Nahrungsdotter. Am animalen Pole *A.P* die Keimscheibe *k.sch*, in welcher das Keimbläschen *k.b* eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter *n.d* füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol (*V.P*) zu aus. (Nach O. Hertwig.)

Ich werde den animalen Pol gewöhnlich als den oberen Pol bezeichnen; in der That findet meistens eine Orientierung des Eies in der Weise statt, daß der animale Pol sich nach oben dreht; der Grund liegt darin, daß die deutoplasmatischen Bestandteile des Eies in der Regel schwerer sind als die protoplasmatischen. Es giebt aber auch Eier (z. B. bei vielen Knochenfischen), welche in der deutoplasmatischen Hälfte des Eies eine Oelkugel enthalten und infolgedessen den animalen Pol nach unten kehren.

Eihüllen.

Wenn die Eizelle den mütterlichen Organismus verläßt, ist sie bei den Wirbeltieren niemals nackt, sondern wird stets von Hüllen umgeben. Man unterscheidet die primäre Hülle, welche stets vorhanden ist, und die secundären Hüllen, welche bei manchen Wirbeltieren über der primären Hülle sich auflagern.

Die primäre Hülle ist die Eimembran oder Zona radiata; dieselbe wird meist schon im Ovarium gebildet und ist ein Absonderungs-

des Eies zur Zeit des Beginnes der Richtungskörperbildung, zweitens die Polarität nach der Befruchtung zur Zeit des Beginnes der ersten Furchungsteilung; im ersteren Fall ist der animale Pol durch den reifen Eikern oder die erste Richtungsspindel bezeichnet, im zweiten Fall durch den aus der Vereinigung der beiden Geschlechtskerne entstandenen ersten Furchungskern. Freilich bei denjenigen Wirbeltieren, bei welchen das Ei vielen Nahrungsdotter enthält und schon bei der Reife des Eies eine Keimscheibe sich bildet, findet auch die Befruchtung in der Keimscheibe statt und hat also das befruchtete Ei dieselbe Polarität wie das unbefruchtete.

1) Wenn bei einer stark dotterhaltigen Zelle der Kern einseitig in der Zelle liegt, so befinden sich stets die protoplasmatischen Bestandteile der Zelle hauptsächlich in der Nähe des Kernes. Dies gilt sowohl für die reife Eizelle wie auch für die Furchungszellen. Die Ursache liegt darin, daß zur Zeit der Kernteilung das Protoplasma zu den Polen der Spindel herangezogen wird.

product der Eizelle oder des dieselbe umgebenden Follikelepithels; inwieweit die Eizelle an der Ausscheidung derselben beteiligt ist, kann oft nicht mit Sicherheit entschieden werden; meistens (namentlich bei den Vögeln und den Säugetieren) ist es das Follikelepithel, welches die Eihaut hauptsächlich ausscheidet [1]). — Die Eihaut ist mit feinen Poren versehen und hat daher auf dem optischen Querschnitt ein radiär gestreiftes Aussehen, daher der Name Zona radiata. Durch diese Poren steht das Protoplasma der Eizelle mit den Follikelzellen in Verbindung, und auf diesem Wege wird der Eizelle Nährmaterial von den Follikelzellen zugeführt. Manchmal ist die äußerste Schicht der Eihaut ohne radiäre Streifung (Fig. 5), doch glaube ich, daß man diese Schicht deswegen nicht principiell von den tieferen Schichten der Eihaut zu scheiden braucht, sondern daß das Fehlen der Streifen nur daher kommt, daß zu der Zeit, als sich die ungestreiften Verdickungsschichten auflagerten, die protoplasmatischen Verbindungen der Eizelle und der Follikelzellen schon unterbrochen waren.

Fig. 5. Schnitt durch ein unreifes Ei im Ovarium eines Haifisches (Scyllium canicula). *fe* Follikelepithel, *zt* und *zn* die beiden Schichten der Eimembran, *yk* Zellkörper des Eies. (Aus Balfour.)

Indem ich die primäre Eihaut als Eimembran oder Zona radiata bezeichnete, habe ich von dem üblichen Unterschied zwischen Dotterhaut und Chorion abgesehen. Die primäre Eihülle wird Dotterhaut genannt, wenn sie von der Eizelle abgesondert ist, dagegen Chorion, wenn sie von den Follikelzellen gebildet wird. Der Durchführung dieser Unterscheidung stellen sich aber große Schwierigkeiten entgegen, insbesondere bei den Wirbeltieren [2]). Um eine von den schwankenden

1) Jede Eizelle ist, während sie heranwächst, von einer einschichtigen oder mehrschichtigen Lage von Zellen umgeben, welche Follikelzellen genannt werden. Bei den Säugetieren erfahren die Follikelzellen, welche anfangs in einfacher Schicht die Eizelle umgeben, eine starke Vermehrung und bilden den Graaf'schen Follikel; nachdem die Follikelzellenlage mehrschichtig geworden ist, tritt in derselben eine Höhlung auf, welche von einer eiweißhaltigen Flüssigkeit erfüllt wird; dabei wird das Ei auf die eine Seite des Follikels gedrängt und bildet mit seiner Follikelzellenbekleidung eine in die Höhlung einspringende Vorragung („Discus oder Cumulus proligerus").

2) Die Eihaut der Fische, der Amphibien und der Reptilien wird von einigen Autoren für eine Dotterhaut, von anderen für ein Chorion gehalten; bei den Fischen werden manchmal eine äußere Schicht der Eihaut als Chorion und eine innere als Dotterhaut unterschieden. Die Eihaut der Vögel und diejenige der Säugetiere gelten als Chorion. Nach meiner Ansicht ist die Frage so wenig abgeklärt, daß es sich zur Zeit im Unterricht nicht empfiehlt, auf den Unterschied zwischen Dotterhaut und Chorion großen Wert zu legen. — Es ist mir auch zweifelhaft, ob die Discussion der Frage in dieser Form jemals zu einem befriedigenden Ergebnis führen wird. Es ist möglich, daß die Eihaut bei allen Metazoen morphologisch dasselbe ist; wenn das Ei bei seiner Entwickelung nicht von Follikelzellen umgeben ist, muß die Eihaut von der Eizelle abgesondert werden; wenn die Eizelle aber mit Follikelzellen umlagert wurde, die mit dem Ei durch feine protoplasmatische Verbindungen zusammenhängen, so konnten sich auch diese Follikelzellen an der Absonderung beteiligen; allmählich wurde der Anteil der Eizelle gering im Vergleiche zu dem Anteil der Follikelzellen. Auf Grund dieser Hypothese wird man davon absehen, eine strenge Scheidung zwischen Dotterhaut und Chorion durchführen zu wollen, und wird vielmehr die Fragestellung in folgender Weise formuliren: Ist die Eihaut von der Eizelle allein oder unter Mitbeteiligung der Follikelzellen oder hauptsächlich von den Follikelzellen abgeschieden? Auch diese Frage wird oft noch schwer zu entscheiden sein.

Ansichten unabhängige Bezeichnung zu haben, ziehe ich den Namen Eimembran vor.

Bei manchen Wirbeltieren, welche eine derbe Eimembran haben, ist dieselbe an einer Stelle mit einer Oeffnung versehen, durch welche die Samenzelle Zutritt zu der Eizelle findet; diese Oeffnung wird Mikropyle genannt. Wir wollen die Mikropyle des Lachseies, welche von His sorgfältig beschrieben wurde, etwas genauer betrachten. Dieselbe ist von trichterförmiger Gestalt, oben erweitert, unten enger und liegt in der Mitte einer flachen, uhrglasförmigen Einsenkung der Eischale (Fig. 6); der Kanal hat in seinem engeren Teile annähernd denselben Durchmesser wie der Kopf eines Spermatozoons. Wenn das Ei in das Wasser abgelegt ist, so muß bald darauf das Eindringen des Spermatozoons erfolgen, da nach etwa 10 Minuten infolge der Quellung einer zwischen Ei und Eihaut gelegenen Substanz die Eischale sich von der Eizelle abhebt, und die Mikropyle mit dem Verschwinden der uhrglasförmigen Einsenkung comprimirt und verschlossen wird. — Die Bildung des Mikropylenkanals erfolgt bei Knochenfischen in der Weise, daß an einer bestimmten Stelle eine besonders große Follikelzelle liegt, die durch einen dicken Fortsatz mit der Eizelle zusammenhängt und so den Mikropylenkanal offen hält (Eigenmann 1890).

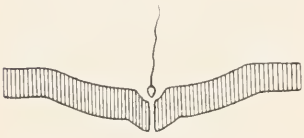


Fig. 6. Eimembran (Zona radiata) des Lachses (Salmo salar) mit der Mikropyle. Oben ein in die Mikropyle eindringendes Spermatozoon. (Nach His.)

Bei manchen Wirbeltieren werden über der Eimembran noch secundäre Hüllen aufgelagert, welche im Eileiter entstehen. So wird bei den Amphibien im Eileiter eine Gallerthülle der Eier secernirt, welche aufquillt, wenn die Eier ins Wasser kommen. Bei den Selachiern sondert der Eileiter in ähnlicher Weise eine Eiweißschicht ab und darüber eine Eischale von hornartiger Festigkeit. Bei den Reptilien, den Vögeln und den monotremen Säugetieren wird in dem Eileiter, nachdem die Befruchtung des Eies erfolgt ist, eine Schicht von zähflüssigem Eiweiß gebildet, und schließlich um das Ei eine kalkige Schale abgeschieden. — Wir müssen später bei den einzelnen Klassen auf die Eihüllen zurückkommen.

Beiläufig können die zusammengesetzten Eier gewisser wirbelloser Tiere erwähnt werden. Bei manchen Plattwürmern (bei Trematoden, Cestoden, rhabdocölen und tricladen Turbellarien) werden nämlich der Eizelle die aus dem Dotterstock stammenden Dotterzellen aufgelagert, und wird dann die Eizelle samt den Dotterzellen von der in der Schalendrüse entstehenden Eischale umschlossen. Bei diesen zusammengesetzten Eiern haben die dem Ei beigegebenen Dotterzellen denselben Zweck wie die Eiweißschicht der genannten Wirbeltiereier: sie werden während der Entwickelung des Embryo resorbiert, um zur Ernährung desselben zu dienen.

Reifungsvorgänge und Befruchtung.

Wie die Eizellen aller Metazoen überhaupt müssen auch diejenigen der Wirbeltiere vor der Befruchtung gewisse Reifeerscheinungen durchmachen; es müssen nämlich erst die Richtungskörper (Polzellen) gebildet werden. Der Eikern (das Keimbläschen) begiebt sich

ganz an die Peripherie der Eizelle, seine Membran schwindet und er geht in Mitose ein [1]). Es entsteht eine Kernspindel, welche sich senkrecht zur Eioberfläche stellt, mit einem Pole über die Oberfläche hervortritt und sich so teilt, daß an der Peripherie ein kleiner Körper abgeschnürt wird, der erste Richtungskörper. Der Vorgang ist als eine Zellteilung aufzufassen, bei welcher 2 ungleiche Zellen entstehen, die große Eizelle und der kleine Richtungskörper. Die Chromosomen, welche der Eikern enthielt, werden gleichmäßig auf die Eizelle und auf den Richtungskörper verteilt. An den in der Eizelle verbliebenen Chromosomen entsteht wieder eine neue Spindel, welche sich ganz ähnlich verhält wie die erste Richtungsspindel; bei der eintretenden Teilung entsteht der zweite Richtungskörper. Die Chromosomen werden auch diesmal wieder gleichmäßig auf die Eizelle und den Richtungskörper verteilt. Die in der Eizelle liegenden Chromosomen bilden nun einen neuen Kern, welcher weiblicher Geschlechtskern oder weiblicher Vorkern genannt wird. — Nun kann die Befruchtung stattfinden. Wenn ein Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist (was oft schon vorher geschah), bildet der Kopf desselben einen Kern, den männlichen Geschlechtskern oder männlichen Vorkern. Neben demselben erscheint eine kleine Strahlensonne, und im Centrum derselben liegen die beiden Centrosomen, welche aus dem Mittelstück des Spermatozoons stammen. Die beiden Geschlechtskerne rücken gegen einander, treffen zusammen und verschmelzen, womit die Befruchtung vollzogen ist. Der durch die Verschmelzung entstandene Kern heißt erster Furchungskern. Sehr bald entsteht die erste Teilungsspindel, deren Pole von den beiden Centrosomen gebildet werden [2]).

Fig. 7. Erster Richtungskörper und zweite Richtungsspindel bei dem Ei von Triton taeniatus. (Nach Carnoy et Lebrun.) *Rk* erster Richtungskörper.

Zu den Vorgängen der Richtungskörperbildung ist noch zu bemerken, daß der erste Richtungskörper sich gewöhnlich auch einmal teilt; dann sind also 3 Richtungskörper vorhanden. Da die Richtungskörper als rudimentäre Eizellen aufgefaßt werden können, so werden

1) Als Mitose oder indirekte Kernteiluug bezeichnet man diejenige Art der Kernteilung, bei welcher das Chromatin des Kernes in einer bestimmten gesetzmäßigen Weise gleichmäßig auf die beiden Tochterkerne verteilt wird; das Chromatin bildet während der Mitose eine bestimmte Anzahl von Körpern (Chromosomen), welche Schleifenform oder Kugelform haben. Der Kern geht in eine spindelförmige Teilungsfigur über. Die Mitose ist der gewöhnliche Teilungsmodus der Tier- und Pflanzenzellen. Eine Beschreibung der Mitose ist in jedem Lehrbuch der Botanik, Zoologie oder Histologie zu finden. — Ich behalte die von Flemming eingeführte Bezeichnung Mitose bei, während O. Hertwig neuerdings dafür den Namen Kernsegmentirung einführen will; unter dem Wort „Mitose" kann nichts anderes verstanden werden als die bestimmte Art der Kernteilung, für welche der Name gemacht wurde, aber das neuerdings dafür gebrauchte Wort „Kernsegmentirung" kann auch allerlei andere Teilungsarten des Kernes bedeuten, besonders da es in der Litteratur schon in anderem Sinne verwandt wurde (z. B. Arnold's direkte Segmentirung ist ungefähr gleichbedeutend mit Amitose).

2) Abbildungen der Reifungs- und Befruchtungsvorgänge folgen in den Abschnitten über Amphioxus, die Teleosteer und die Amphibien. In Fig. 24 IV sieht man die beiden Vorkerne nebeneinander, in Fig. 24 V den ersten Furchungskern.

gewissermaßen 4 Eizellen gebildet, von welchen aber 3 klein und rudimentär sind und weiterhin keine Bedeutung haben. — Dieser Vierteilung der Eizelle entspricht ein ähnlicher Vorgang bei der Bildung der Samenzellen, indem aus einer Samenmutterzelle 4 Spermatozoen entstehen.

In Bezug auf die Chromosomen ist bei den Mitosen der Richtungskörperbildung die Besonderheit zu beachten, daß nicht, wie bei anderen Mitosen, die Chromosomen in der Spindelfigur gespalten werden, sondern lediglich auf die Teilzellen sich gleichmäßig verteilen. Da nun das reife Keimbläschen doppelt soviel Chromosomen enthält, wie für die Mitosen der betreffenden Tierart charakteristisch sind (Normalzahl), so bleibt infolge der doppelten Teilung der vierte Teil davon im Ei zurück; es besitzt also der weibliche Geschlechtskern die halbe Normalzahl der Chromosomen[1]). — Ganz ähnliche Vorgänge finden bei der Bildung der Samenzellen statt. Aus einer Samenmutterzelle gehen durch zweimalige Teilungen 4 Samenzellen hervor; die Samenmutterzelle zeigt in ihrem Kern die doppelte Normalzahl der Chromosomen, und bei den beiden Teilungen werden die Chromosomen nicht gespalten, sondern auf die Teilzellen verteilt, ebenso wie bei der Richtungskörperbildung. Infolgedessen enthält jede der 4 Samenzellen nur die halbe Normalzahl der Chromosomen. — *Da demnach bei der Befruchtung der männliche Vorkern ebenso wie der weibliche Vorkern eine halbe Chromosomenzahl mitbringt, so bekommt der durch die Verschmelzung entstehende erste Furchungskern die volle Normalzahl.* Diese erhält sich dann in allen Kernen des sich entwickelnden Individuums, da ja bei jeder Mitose die Chromosomen gespalten werden.

Furchung.

Die Entwickelung des jungen Individuums beginnt mit der *Furchung*. Wenn die Befruchtung beendet ist, also der männliche Geschlechtskern mit dem weiblichen sich vereinigt hat, so tritt der durch die Verschmelzung entstandene Kern, der *erste Furchungskern*, in Mitose ein und es folgt die Teilung des Kernes und der Zelle. Die 2 Zellen teilen sich dann in 4 Zellen, diese in 8, und indem die Teilung weiter geht, entsteht eine große Menge von Zellen. Die bei der Furchung entstehenden Zellen heißen *Furchungszellen* oder *Blastomeren*; die Gesamtheit derselben heißt das *Blastoderm*.

Wenn die Teilung synchron verläuft, d. h. wenn alle Zellen jeweils gleichzeitig in Teilung treten, so entspricht jeder Teilung eine be-

1) In dem reifen Keimbläschen sind die Chromosomen meist in sogenannten Vierergruppen angeordnet, indem je 4 Chromosomen beisammen liegen; die Zahl der Vierergruppen ist die halbe Normalzahl, die Zahl der Chromosomen also die doppelte Normalzahl. Es ist wahrscheinlich, daß die Vierergruppen dadurch entstanden sind, daß erstens jeweils 2 Chromosomen zusammenhängen und zweitens beide gespalten sind. Folglich muß die eine Richtungskörperbildung die Trennung der zusammenhängenden, die andere die Trennung der gespaltenen Chromosomen bedeuten; es ist sehr wahrscheinlich, daß bei der Bildung des ersten Richtungskörpers die durch Spaltung geteilten Doppelsegmente getrennt werden, und in der zweiten Richtungsspindel die Doppelsegmente zerlegt werden. In Bezug auf diese zum Teil noch strittigen Verhältnisse verweise ich auf die Schriften von J. Rückert, Zur Eireifung bei Copepoden, Anatom. Hefte, Heft 12, 1894; O. vom Rath, Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46, 1895; v. Häcker, Die Reifungserscheinungen, Anatom. Hefte, 2. Abt., Bd. 8, 1899.

stimmte Zellenzahl (Die Zahlen bilden eine geometrische Progression mit dem Factor 2).

Die	1.	Teilung	ergiebt	2	Blastomeren,	die	7.	Teilung	ergiebt	128 Blastomeren
„	2.	„	„	4	„	„	8.	„	„	256 „
„	3.	„	„	8	„	„	9.	„	„	512 „
„	4.	„	„	16	„	„	10.	„	„	1024 „
„	5.	„	„	32	„	„	11.	„	„	2048 „
„	6.	„	„	64	„	„	12.	„	„	4096 „

Aber häufig verläuft die Teilung nicht synchron, indem sich bei manchen Blastomeren im Vergleich zu den anderen die Teilung verzögert. Diese Verzögerung ist gewöhnlich durch den Dottergehalt der Zelle

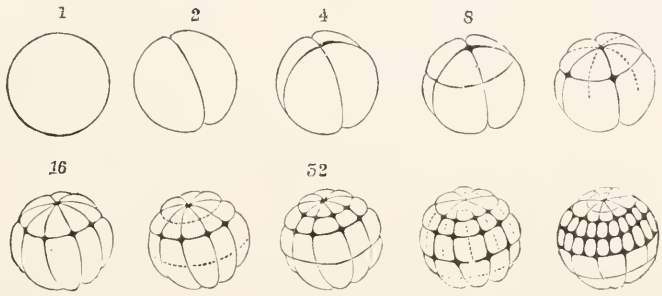


Fig. 8. Furchung des Grasfrosches, Rana temporaria. (Nach Ecker aus Balfour.) Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der Blastomeren an.

veranlaßt, und man kann sagen, daß die Zellen sich um so langsamer teilen, je mehr sie mit Dotter beladen sind. Da diejenigen Blastomeren, welche viel Dotter enthalten, auch größer als die anderen sind, so ergiebt sich der Satz, daß die großen Blastomeren sich langsamer teilen als die kleinen.

In Bezug auf die Richtung der Furchungsteilungen ist Folgendes zu bemerken: Denken wir uns das Ei wie einen Globus mit Linien überzogen, welche den Längenkreisen und Breitekreisen entsprechen, wobei der animale Pol den Nordpol, der vegetative Pol den Südpol bedeuten mag, so kann bei der Teilung einer Furchungszelle die Achse der Teilungsspindel einem Längenkreise parallel sein, dann ist die entstehende Teilungsebene einem Breitekreis parallel (latitudinale Furche); oder die Spindel ist einem Breitekreise parallel, dann liegt die entstehende Furche auf einem Längenkreise (meridionale Furche). Die meridionalen Furchen werden auch oft als radiäre, die latitudinalen als concentrische bezeichnet. Bei Eiern, deren Furchung nicht allzusehr durch Dotter beeinflußt ist, sieht man oft die beiden Arten der Teilung mehrmals regelmäßig abwechselnd sich folgen.

Der Verlauf der Furchung ist wesentlich abhängig von der relativen Menge des Dotters. Wenn nur eine ganz unbeträchtliche Menge von Dotter in der Eizelle vorhanden ist, so werden alle Blastomeren gleich groß, und man bezeichnet die Furchung als äquale oder gleichmäßige Furchung. Wenn eine beträchtliche Menge von Dotter vorhanden ist, so erhalten die unteren Blastomeren mehr Dotter als die oberen und sind folglich größer; diese Furchung heißt eine ungleichmäßige oder inäquale (Fig. 8). Bei der äqualen Furchung sind folglich am Ende der Furchung (in dem später zu besprechenden

Blastulastadium) die Zellen am unteren Teil der Blase nicht größer als die übrigen, während bei der inäqualen Furchung im Blastulastadium über der Furchungshöhle relativ kleine und unter derselben relativ große Zellen getroffen werden.

Eine Furchung, wie diejenige des Amphioxus, welche zwar nicht ganz äqual ist, aber doch der typischen äqualen Furchung näher steht als der typischen inäqualen, könnte man als adäquale Furchung bezeichnen (Fig. 25). Jedoch wird die Furchung des Amphioxus gewöhnlich noch zu der äqualen Furchung gerechnet.

Die bisher besprochenen Furchungsarten werden als totale oder holoblastische bezeichnet, da das ganze Ei in Furchungszellen zerlegt wird. Den Gegensatz bildet die partielle oder meroblastische Furchung, bei welcher ein großer Teil des Eies ungefurcht bleibt. Da die Furchungszellen (Blastomeren) in diesem Falle eine scheibenförmige Masse bilden, welche der ungefurchten Dotterkugel aufliegt, wird die meroblastische Furchung auch als scheibenförmige, discoidale Furchung bezeichnet[1]). Die Gesamtheit der von der Dotterkugel abgetrennten Furchungszellen (Blastomeren) heißt das Blastoderm.

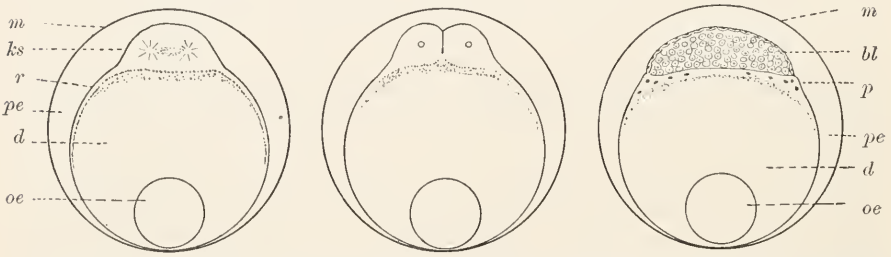


Fig. 9. Schema der Furchung eines Knochenfisches (Teleosteers) als Beispiel discoidaler Furchung. *m* Eimembran, *ks* Keimscheibe, *r* Rindenschicht, *pe* perivitelliner Raum, *d* Dotterkugel, *oe* Oelkugel, *bl* Blastoderm, *p* Periblast.

Es ist leicht begreiflich, daß die partielle oder meroblastische Furchung phylogenetisch aus der inäqualen Furchung abgeleitet werden kann; je mehr sich in dem vegetativen Teile des Eies die Dottermasse vermehrte, um so schwieriger wurde es für die trennenden Furchen, diese ganze Masse bis zum unteren Pol zu durchschneiden; sobald die vollständige Durchtrennung unterblieb, entstand die partielle Furchung.

Wenn nämlich die Masse des Dotters sehr groß ist und das den ersten Furchungskern umgebende Protoplasma nur eine Keimscheibe am animalen Pol des Eies bildet, so können die bei der Zellteilung im Protoplasma thätigen Kräfte den passiven Widerstand des Deutoplasma nicht überwinden; es folgt daher auf die erste Kernteilung

1) Die partielle Furchung, wie sie bei den Wirbeltieren vorkommt, ist stets eine discoidale Furchung. Bei manchen Arthropoden aber, insbesondere bei den Insecten, findet man einen Furchungstypus, welcher ebenfalls als partielle Furchung angesehen wird, nämlich die superficiale Furchung. Bei dieser Furchungsweise tritt zuerst nur eine Vermehrung der Kerne ein, ohne daß Furchen auftreten; die Kerne verteilen sich im Inneren des Eies und begeben sich dann größtenteils an die Oberfläche des Eies, wo sie die Bildung einer Zellenschicht bewirken, der Keimhaut, welche die ungefurchte Dottermasse umgiebt.

keine vollständige Zellteilung, sondern nur eine partielle Teilung; die Teilungsfurche beginnt am animalen Pol, aber sie läuft dann auf dem deutoplasmatischen Teile der Eizelle allmählich aus und schneidet denselben nicht durch; dasselbe wiederholt sich bei der folgenden Teilung der beiden ersten Blastomeren, und folglich gehen die vier ersten Blastomeren nach unten in die allen gemeinsame Deutoplasmamasse (Dotterkugel) über. Bei den folgenden Teilungen werden zwar die nach dem animalen Pol hin liegenden Zellen vollständig frei, aber die äußeren und unteren Zellen bleiben mit der Deutoplasmamasse in Verbindung; nachdem dieselben sich mehrfach geteilt und dabei abgefurchte Zellen an das Blastoderm abgegeben haben, fließen sie zu einer continuirlichen Schicht zusammen, in welcher ihre Kerne noch mehrfach sich teilen und sehr lange sich erhalten. Diese Schicht nennt man den Periblast (oder auch das Dottersyncytium).

Am Ende der Furchung ist also eine Masse von abgefurchten Zellen vorhanden, welche man das Blastoderm nennt, und diese ruht auf dem Periblast und der Dotterkugel. Aus dem Blastoderm allein gehen alle Teile des Embryo hervor. Obgleich der Periblast durch Verschmelzung von Blastomeren entstanden ist, welche offenbar in phylogenetisch früherer Zeit am Aufbau des Embryo Anteil nahmen, und obgleich der Periblast mit der Dotterkugel morphologisch einem Keimblatt, und zwar dem Entoderm zuzurechnen ist, so ist er doch an der Bildung des Embryo nicht mehr beteiligt; insbesondere wird die Wand des Darmes unter Ausschluß des Periblastes gebildet. Selbstverständlich ist dies ein phylogenetisch secundärer, ein cenogenetischer Vorgang. — Der Periblast mit der Dotterkugel wird im Laufe der Entwickelung resorbirt. Die Kerne des Periblastes erhalten sich bis zur völligen Resorption des Dotters und haben wahrscheinlich für die Assimilation und Resorption desselben eine große Bedeutung; indem sie sich ihrer eigentümlichen Function anpassen, erleiden sie gewisse Veränderungen hinsichtlich ihres Baues und hinsichtlich des Teilungsmodus. Sie erreichen eine ungewöhnliche Größe und verlieren allmählich die Fähigkeit mitotischer Teilung.

Wie schon oben gesagt wurde, kann im Laufe der phylogenetischen Entwickelung aus der äqualen Furchung eine inäquale und aus der inäqualen eine partielle Furchung hervorgehen; eine successive Zunahme der relativen Menge des Deutoplasmas muß dies bewirken. Andererseits ist es auch denkbar, daß im Laufe der phylogenetischen Entwickelung eine Abnahme des Deutoplasmas stattfindet, und daß infolgedessen aus der inäqualen Furchung wieder eine äquale oder aus der partiellen wieder eine inäquale und sogar eine äquale Furchung hervorgeht. Bei den Säugetieren liegt höchst wahrscheinlich ein solcher Fall vor, und haben dieselben früher wie die Reptilien und Vögel eine partielle Furchung gehabt, in neuerer Zeit aber secundär wieder eine totale Furchung angenommen. Demnach ist es nicht zulässig, die Furchung der Säugetiere kurzweg mit anderen Fällen totaler Furchung zusammenzustellen, sondern sie muß als eine ganz eigenartige Form der Furchung gelten.

Im Ganzen findet man bei den Wirbeltieren folgende Furchungstypen:

1) Die Furchung des Amphioxus (totale adäquale Furchung).

2) Die Furchung der Petromyzonten, der Amphibien und einiger Ganoiden (totale inäquale Furchung).

3) Die Furchung der Myxinoiden, der Selachier, der Teleosteer, mancher Ganoiden, der Reptilien und der Vögel (partielle Furchung, discoidale Furchung).

Uebergänge von der inäqualen zur partiellen Furchung kommen bei manchen Ganoiden vor, ferner bei den Gymnophionen und bei einigen Amphibien, welche sehr große Eier haben.

4) Die Furchung der Säugetiere (secundär totale Furchung).

Genaueres über den Verlauf der Furchung findet man in den Capiteln: Amphioxus, Selachier, Ganoiden, Teleosteer und Amphibien.

Die Blastula.

Das nächste Stadium, welches wir zu besprechen haben, ist dasjenige einer Zellenblase, der Blastula (Keimblase). In diesem Stadium umschließen die Blastomeren eine Höhle, die Furchungshöhle oder das Blastocöl. Meist haben sich in diesem Stadium die Zellen schon alle oder teilweise zu einem Epithel zusammengeschlossen. — Je nach der Art der Furchung fällt auch die Blastula verschieden aus. Wir unterscheiden erstens die Blastula der äqualen und adäqualen Furchung (Fig. 10), zweitens die Blastula der inäqualen Furchung (Fig. 11), drittens die Blastula der discoidalen Furchung.

Bei der äqualen und adäqualen Furchung tritt schon bei den ersten Teilungen die Furchungshöhle zwischen den Blastomeren auf

Fig. 10.

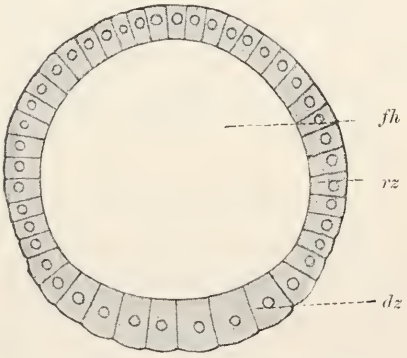


Fig. 11.

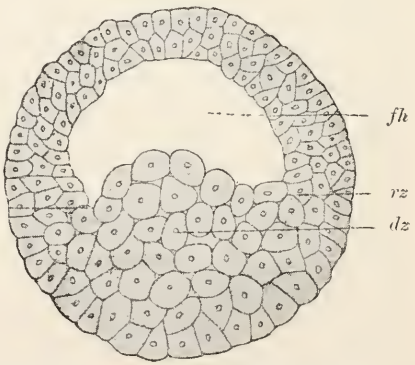


Fig. 10. Blastula des Amphioxus. (Nach Hatschek aus O. Hertwig.)
Fig. 11. Blastula eines Wassermolches, Triton taeniatus. (Nach O. Hertwig.)
fh Furchungshöhle, *dz* Zellen der vegetativen Hälfte.

und erweitert sich in dem Maße, als die Furchung fortschreitet. Die Blastula ist dann eine aus einschichtigem Epithel bestehende Blase mit großer Furchungshöhle [1]). Gewöhnlich kann man an dieser Blastula leicht die animale Hälfte und die vegetative Hälfte unterscheiden, da

1) Es ist oben gezeigt worden, daß bei einer ganz regelmäßigen äqualen Furchung nach der 9. Teilung 512, nach der 10. Teilung 1024 Zellen vorhanden sind. Nehmen wir an, daß diese Zellen eine allseitig gleichmäßige Kugel bilden, so ist es eine interessante mathematische Frage, wie viele Zellen auf dem mittleren optischen Schnitt der Kugel zu sehen sind, also wie viele Zellen von einer durch den Mittelpunkt der

die Zellen der letzteren etwas größer sind, indem der Dotter, welchen die Eizelle enthielt, hauptsächlich in die vegetativen Zellen zu liegen kommt (Fig. 10).

Bei der inäqualen Furchung ist die Furchungshöhle kleiner, und die vegetative Hälfte der Blastula besteht aus mehrschichtig liegenden großen Zellen, während die animale Hälfte aus etwas kleineren Zellen besteht, welche meist nur dreischichtig, zweischichtig oder einschichtig liegen (Fig. 11). — Wenn das Ei, wie dies beim Froschei der Fall ist, in der animalen Hälfte dunkel pigmentirt war, so ist die animale Hälfte der entstehenden Blastula auch durch das dunkle Pigment kenntlich.

Bei der discoidalen Blastula ist die Furchungshöhle niedrig und flach; über derselben befindet sich ein mehrschichtiges Blastoderm, bei welchem gewöhnlich nur die oberste Zellenlage ein Epithel bildet;

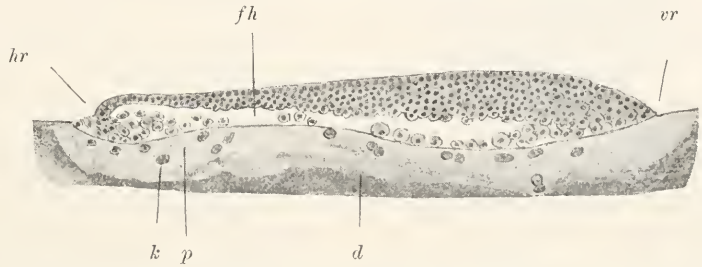


Fig. 12. Blastula des Zitterrochens (Torpedo ocellata R.). *fh* Furchungshöhle, *vr* vorderer Rand des Blastoderms, *hr* hinterer Rand desselben, an welchem die Gastrulation beginnt, *p* Periblast, *k* Kerne im Periblast, *d* Dotter (dunkel gezeichnet); die sich anschließende große Dotterkugel ist nicht dargestellt.

unter der Furchungshöhle befinden sich der Periblast und die Dotterkugel (Fig. 12), oder eine dem Periblast entsprechende Schicht vegetativer Zellen und die Dotterkugel. Ein Schema der discoidalen Blastula ist in Fig. 13 der Tafel dargestellt.

Die Gastrula.

Auf das Stadium der Blastula folgt das Stadium der Gastrula (Darmlarve, Becherlarve). Durch eine Einstülpung entsteht eine neue Höhle, die Urdarmhöhle oder Gastralhöhle. Die Mündung der Gastralhöhle heißt der Urmund, Blastoporus oder Prostoma; der Rand derselben Urmundrand oder Properistom. Die beiden bei der Gastrula vorhandenen Schichten sind die primären Keimblätter: das äußere Keimblatt oder Ektoderm (Ektoblast, Epiblast), und die eingestülpte Schicht, welche das innere Keimblatt oder Entoderm (Entoblast) bildet.

Bei der Gastrulation der Wirbeltiere tritt stets schon die Mono-

---

Kugel gehenden Ebene getroffen werden, oder wie viele Zellen auf einem größten Kreis liegen. Bezeichnen wir mit dem Buchstaben F die Oberfläche der Kugel, mit dem Buchstaben U den Umfang des größten Kreises, so ist $F = 4\,r^2\pi$, $U = 2\,r\pi$, woraus sich berechnen läßt $U = \sqrt{F\pi}$. Nach dieser Formel ergiebt sich, daß auf dem mittleren optischen Schnitt nach der 9. Teilung 40 Zellen, nach der 10. Teilung 56—57 Zellen zu sehen sind.

symmetrie (bilaterale Symmetrie) des Wirbeltierkörpers zu Tage [1]). Es verhält sich nämlich die Einstülpung an der dorsalen Seite anders als an der ventralen. Es ist also — wenn nicht schon früher — jedenfalls von der Zeit der Gastrulation an die Medianebene des entstehenden Embryo bestimmt [2]).

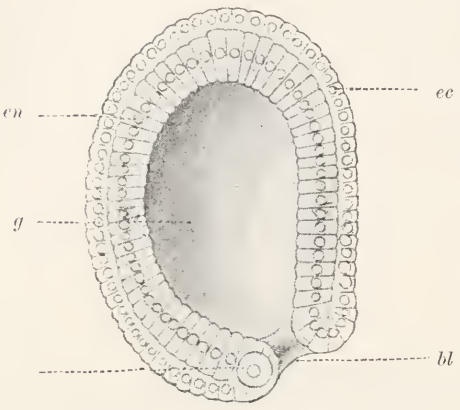


Fig. 13. Gastrula von Amphioxus. (Nach Hatschek aus Kollmann.) *ec* Ektoderm (äußeres Keimblatt), *en* Entoderm (inneres Keimblatt), *bl* Blastoporus (Urmund), *g* Gastralhöhle.

Es kommen bei den niederen Wirbeltieren 3 Typen der Gastrulation vor, nämlich die Gastrula nach äqualer Furchung (Archigastrula), die Gastrula nach inäqualer Furchung (Amphigastrula) und die Gastrula nach discoidaler Furchung [Discogastrula] [3]).

Wenn die Furchung äqual abläuft und die Blastula eine einschichtige Blase mit großem Blastocöl ist, so sehen wir die Gastrulation in der einfachsten Weise vor sich gehen; die vegetative Hälfte stülpt sich in die animale ein, bis die Furchungshöhle völlig verschwunden ist und das innere Epithel das äußere von innen berührt (Fig. 13).

Bei der inäqualen Furchung, wo die untere Hälfte der Blastula aus mehreren Schichten großer Zellen besteht, erfolgt die Gastrulation in einer etwas abgeänderten Weise. Die Einstülpung beginnt nicht am vegetativen Pol, sondern an einer Stelle der Randzone, also an der Grenze zwischen der animalen und der vegetativen Hälfte der Blastula. Durch den Beginn der Einstülpung ist die Medianebene des entstehenden Embryo bestimmt; es ist die Ebene, welche durch diese Stelle und durch die Achse der Blastula geht; die Stelle der Einstülpung bezeichnet das Hinterende, der nach vorn hin anstoßende Teil des Ektoderms die Dorsalseite des entstehenden Embryo. Der bei der Einstülpung gebildete Urmund hat zuerst die Form einer kleinen horizontalen Spalte [4]); am oberen Rand derselben wird die animale Schicht der Blastula nach innen eingestülpt, am unteren Rand die Masse der vegetativen Zellen. Die letztere wird gewissermaßen nach innen rotiert, und dabei rückt der vordere Teil der Randzone (welcher der Einstül-

1) Ich habe früher einmal vorgeschlagen, die sog. bilateral-symmetrischen Tiere als monosymmetrisch zu bezeichnen, da sie nur eine Symmetrieebene (die Medianebene) besitzen; Tiere mit zwei Symmetrieebenen, wie z. B. die Ctenophoren, könnte man bisymmetrisch, die sog. vierstrahligen und fünfstrahligen Tiere tetrasymmetrisch resp. pentasymmetrisch nennen.

2) Oft ist die Lage der Medianebene schon im Blastulastadium zu erkennen, wie z. B. bei den Selachiern und bei den Amphibien. — Gewöhnlich fällt die Medianebene zusammen mit der Ebene der ersten Furchungsteilung, so daß also die beiden ersten Blastomeren der rechten und linken Hälfte des Embryo entsprechen. Dieser Satz darf aber nicht als allgemein giltiges Gesetz angesehen werden.

3) Ernst Haeckel, Studien zur Gastraeatheorie. Jena 1877.

4) Man kann dieselbe als Gastralrinne bezeichnen oder als Rusconi'sche Rinne oder Rusconi'schen After.

pungsstelle gegenüberliegt) in der Weise vor, daß die Schicht der animalen Zellen die Masse der vegetativen Zellen umwächst und bedeckt. In dem Entoderm der Gastrula wird also der ventrale Teil durch die Masse der großen Zellen gebildet (Fig. 14). — Die hier kurz erwähnten Vorgänge werden später bei der Gastrulation der Amphibien genauer besprochen werden.

Bei der aus discoidaler Furchung entstandenen Blastula erfolgt die Gastrulation wieder in einer anderen Weise, welche aber mit der Gastrulation der inäqualen Furchung in Beziehung gesetzt werden kann. Die Masse der vegetativen Zellen ist bei der Blastula der discoidalen Furchung durch die Dotterkugel und den Periblast respräsentirt. Der Uebergangszone zwischen animalen und vegetativen Zellen entspricht der Rand des Blastoderms. An einer Stelle dieses Randes beginnt die Gastrulation, indem sich die Schicht des Blastoderms nach innen umschlägt und nach innen weiterwächst (Fig. 15). Gleichzeitig beginnt das Blastoderm die Dotterkugel zu umwachsen. Es setzt sich also auch bei der discoidalen Furchung die Gastrulation aus einem Einstülpungsvorgang und einem Umwachsungsvorgang zusammen. — Man sieht auf der Tafel in Fig. 14 ein Schema der discoidalen Gastrula; bei ** erkennt man die Einstülpung, welche der ebenfalls mit ** bezeichneten Einstülpung bei der inäqualen Gastrula (Fig. 12) entspricht. Der mit * bezeichnete

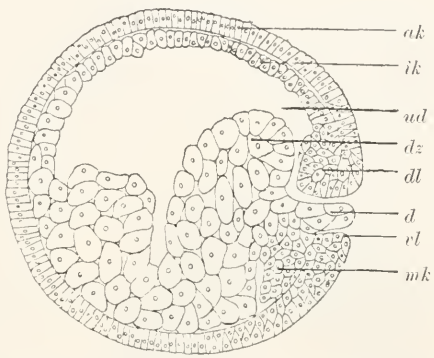


Fig. 14. Längsschnitt durch ein Ei des Wassermolches (Triton) nach beendeter Gastrulation. (Nach O. Hertwig.)

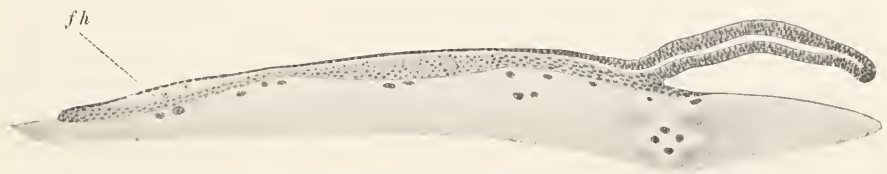


Fig. 15. Gastrula des Zitterrochens (Torpedo ocellata). *fh* Rest der Furchungshöhle. Die rechts zwischen der eingestülpten Schicht und dem Dotter befindliche Höhle ist die Gastralhöhle.

ventrale Rand des Blastoderms in Fig. 14 rückt über die Dotterkugel herab, wie die entsprechende Uebergangszone der kleinen und der großen Zellen in Fig. 12 sich über die Masse der großen Dotterzellen hinwegschiebt.

Da die Dotterkugel der discoidalen Gastrula so sehr groß ist, dauert es lange, bis die Umwachsung beendet ist. Infolgedessen findet ein teilweiser Schluß des Blastoporus schon vorher statt, wie wir dies am schönsten bei den Selachiern sehen. Es bilden sich

nämlich seitlich an der dorsalen Urmundlippe 2 vorspringende Wülste, die sogenannten Schwanzlappen, welche sich median vereinigen, ehe im Uebrigen die Umwachsung beendet ist; das Genauere darüber ist bei der Beschreibung der Selachierentwickelung nachzulesen. Verschiedene Abänderungen dieses bei den Selachiern stattfindenden Vorganges finden wir bei den Teleosteern und bei den Amnioten, wie in den betreffenden Abschnitten gezeigt werden wird.

Das Mesoderm und die Chorda.

Nachdem die beiden primären Keimblätter gebildet sind, oder manchmal schon während der Gastrulation entsteht ein neues Keimblatt, das Mesoderm (Mesoblast, mittleres Keimblatt). Die Bildungsweise desselben ist in den Klassen der Wirbeltiere verschieden, und es muß in dieser Hinsicht auf die späteren Abschnitte dieses Buches verwiesen werden. Es mögen hier nur die drei wichtigsten Bildungsweisen genannt werden.

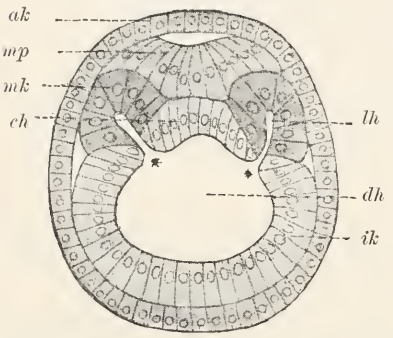


Fig. 16. Querschnitt eines Embryo von Amphioxus mit 5 Ursegmenten. Schnitt durch das 1. Ursegment. (Nach HATSCHEK.) *ak* Ektoderm, *ik* Entoderm, *mk* Mesoderm (Ursegment), *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle (Höhle im Ursegment). Bei * die Verbindung derselben mit der Darmhöhle.

Bei Amphioxus enstehen die beiden Mesodermstreifen aus zwei Falten des Entoderms, welche auf beiden Seiten längs des Urdarms sich erheben und sich vom Entoderm abschnüren (Fig. 16); es findet also längst des Urdarms jederseits eine Ausstülpung statt und der ausgestülpte Teil trennt sich von dem Urdarm ab und bildet die Mesodermstreifen. Diese Bildungsweise wird gewöhnlich als die ursprüngliche angesehen (Entstehung des Mesoderms durch Divertikelbildung des Urdarms, Enterocölbildung).

Bei Selachiern entsteht das Mesoderm durch Herauswucherung aus dem Entoderm und zwar sowohl jederseits längs der Gastralhöhle (gastrales, axiales Mesoderm, Mesodermstreifen) als auch am Rande des Blastoderms (peristomales, peripheres Mesoderm). Längs der

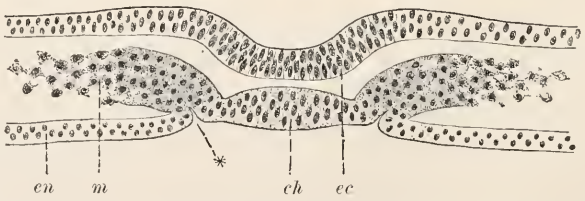


Fig. 17. Querschnitt durch einen Selachierembryo des Stadiums C. Bildung des axialen Mesoderms. — *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *ch* Chordaanlage, *m* gastrales Mesoderm. Bei * die Mesodermbildungsrinne.

Linie der Entstehung des Mesoderms erscheint am Entoderm eine von der Gastralhöhle her einschneidende Rinne, die Mesodermbildungsrinne.

Bei den Ganoiden und Teleosteern entstehen die Mesodermstreifen durch Differenzirung in der eingestülpten Schicht. Bei den Amphibien werden die Mesodermstreifen ebenfalls von der eingestülpten Schicht gebildet durch einen Differenzirungsvorgang, wobei aber in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern am Entoderm eine Mesodermbildungsrinne auftritt (Fig. 18 *A* neben *ch*), so daß der Vorgang als Divertikelbildung aufgefaßt werden kann (O. Hertwig).

Diese verschiedenen Bildungsarten des Mesoderms können leicht aus einander abgeleitet und als Modificationen desselben Vorgangs betrachtet werden, doch ist es fraglich, welche Bildungsweise als die ursprüngliche anzusehen ist. Wie oben gesagt, wird meist die Entstehung des Mesoderms durch Divertikelbildung des Urdarms für die primitive Bildungsweise gehalten und gelten also die Vorgänge bei Amphioxus als die ursprünglichsten.

Nach meiner Ansicht ist die primitive Bildungsweise des Mesoderms die Einwucherung zweier streifenartiger Zellmassen (Mesodermstreifen), welche von der dorsalen Urmundlippe ausging. Die in den Mesodermstreifen entstehenden Hohlräume, welche die Leibeshöhle bilden, sind demnach nicht von der Darmhöhle abzuleiten, sondern selbständig in dem Mesoderm entstanden [1]).

Die Mesodermstreifen gliedern sich in die Ursegmente und die Seitenplatten. Sobald die Mesodermstreifen entwickelt sind, bildet die oberste Zellenlage ein Epithel; wenn die Mesodermstreifen durch Faltung von dem entodermalen Epithel aus entstanden sind, haben sie von Anfang an einen epithelialen Bau; wenn sie aber auf andere Art entstanden sind, so fügt sich die oberste Zellenlage zu einem

---

1) Ich habe meine Ansicht im Zusammenhang mit der ganzen Mesoderm- und Cölomfrage an anderer Stelle ausgesprochen und muß auf die dortige Darstellung verweisen (Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage, Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft 1898). Ich will hier nur die hauptsächlichsten Sätze anführen. „Für die Deutung und theoretische Auffassung der Mesodermbildung der Wirbeltiere giebt es offenbar 2 Möglichkeiten. Bei der gewöhnlichen Auffassung geht man von Amphioxus aus, hält die Divertikelbildung für palingenetisch und sieht die Vorgänge bei den Amphibien und den Selachiern als stufenweise Abänderungen jenes primitiven Vorganges an. Es ist aber auch zu bedenken, daß umgekehrt die Auswucherung des Mesoderms das phylogenetisch Primäre gewesen sein kann. Denn selbst die Divertikelbildung bei Amphioxus kann als cänogenetische Abänderung aufgefaßt werden, besonders wenn man den sehr raschen Verlauf der Entwickelung des Amphioxus und die relative Zellenarmut der Blätter in Betracht zieht. Wir werden sehen, daß bei Amphioxus auch das Sklerotom durch Ausstülpung entsteht und daß man diesen Vorgang eher für cänogenetisch als für palingenetisch halten wird. Nach Lwoff wird die Bildung der Mesodermfalten bei Amphioxus nur dadurch bewirkt, daß die Medullarplatte sich median herabsenkt und das Chorda-Entoderm nach unten drückt. Wenn dies richtig ist, so hat man um so mehr Grund, den Modus der Mesodermbildung des Amphioxus nicht als das ursprüngliche Schema der Mesodermentwickelung der Wirbeltiere anzusehen. Ferner berichtet Lwoff, daß das Lumen in den Urdarmdivertikeln verschwindet, so daß die Ursegmente solid werden, worauf dann erst die secundäre Leibeshöhle gewissermaßen als Neubildung in ihnen entsteht. Wenn man die Divertikel für palingenetisch hält und das Cölom von denselben herleitet, muß man dieses Solidwerden der Ursegmente für cänogenetisch ansehen. Man kann aber ebenso gut die hohle Anlage, also die Divertikelbildung, für etwas Cänogenetisches halten. — Viele Forscher sind der Ansicht, daß der Blastoporusrand der ursprüngliche Ort der Mesodermbildung war; dann erscheint es natürlich als etwas Secundäres, daß die Mesodermbildung sich bei Amphioxus längs des Urdarms so weit nach vorn erstreckt und daß die Ursegmente der Reihe nach als Divertikel des Urdarms entstehen. — Es scheint mir also, daß uns Amphioxus nicht den primitiven Bildungsmodus des Mesoderms der Wirbeltiere zeigt. Ich glaube vielmehr, daß das Mesoderm der Wirbeltiere jederseits durch eine Einwucherung am Blastoporusrand entstand, welche sich nachher in der dorsalen Urdarmwand nach vorn erstreckte."

Epithel zusammen. — Das Epithel beginnt sich zu falten und erzeugt von oben her eindringende Falten, welche den oberen Teil des Mesodermstreifens in einzelne Abschnitte, die Ursegmente zerlegen. Die Bildung der Ursegmente beginnt im Anfangsteil des Rumpfes und schreitet von hier nach hinten hin fort. Meist bleibt das zuerst entstandene Ursegment das vorderste, aber manchmal bilden sich auch noch einige Segmente in der Richtung nach vorn. Das zuerst entstandene Segment liegt immer eine kurze Strecke hinter dem Ohrbläschen, und die etwa noch nach vorn entwickelten Segmente gehen meist nicht weiter nach vorn als bis zu dem Ohrbläschen. Nur bei wenigen Wirbeltieren (Petromyzonten, Selachier) sind noch vor dem Ohrbläschen liegende Mesodermsegmente nachgewiesen. In allen anderen Fällen bildet der vorderste Teil der Mesodermstreifen vor dem Ohrbläschen eine ungegliederte Masse.

Während der obere Teil der Mesodermstreifen in Ursegmente zerlegt wird, bildet der untere oder äußere Teil die Seitenplatten; dieser Teil der Mesodermstreifen wächst rasch in die Breite, und die Zellen bilden zwei epitheliale Blätter, welche anfangs compact auf einander liegen, zwischen welchen aber dann ein Spaltraum auftritt. Das äußere Blatt der Seitenplatten heißt somatisches Blatt (Hautfaserblatt, Somatopleura), das innere heißt splanchnisches Blatt (Darmfaserblatt, Splanchnopleura[1]). Der zwischen den beiden Blättern entstehende Hohlraum wird Cölom (Leibeshöhle[2]) genannt. Das Cölom teilt sich jederseits in zwei Höhlen, eine vordere, die Pericardialhöhle (Höhle des Herzbeutels) und eine hintere, die Peritonealhöhle (Bauchhöhle). Aus den Seitenplatten gehen also im Laufe der weiteren Entwickelung das den Herzbeutel auskleidende Epithel, das Pericardialepithel und das die Bauchhöhle auskleidende Epithel, das Peritonealepithel, hervor[3].

Das Genauere über die Differenciation der Mesodermstreifen ist in den Abschnitten über Amphioxus, die Selachier und die Amphibien nachzusehen.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Entstehung des Mesenchyms. Mesenchym ist derjenige Teil des Mesoderms, welcher außerhalb der epithelialen Blätter desselben gelegen ist oder aus den epithelialen Blättern heraustritt. Die Zellen des Mesenchyms stehen also unter

1) Auch wird die Somatopleura als parietales Mittelblatt, die Splanchnopleura als viscerales Mittelblatt bezeichnet. — Ch. S. Minot hat neuerdings darauf aufmerksam gemacht (Anat. Anzeiger, Bd. 19, 1901, p. 203), daß die Worte Somatopleura und Splanchnopleura ursprünglich nicht nur die entsprechenden Teile der Seitenplatten, sondern die ganze Körperwand und die ganze Darmwand bezeichneten. Ich habe aber doch diese Worte in dem jetzt allgemein gebräuchlichen Sinne, also nur für die beiden Blätter des Mesoderms angewandt. Es liegt gar kein Bedürfnis vor, für die ganze Körperwand und die ganze Darmwand besondere Namen zu haben.

2) Die Leibeshöhle der Wirbeltiere ist eine sog. secundäre Leibeshöhle. Als primäre Leibeshöhle (Protocöl, Pseudocöl) werden die Reste des Hohlraums der Blastula (des Blastocöls) aufgefaßt und alle Spalträume, welche außerhalb der Mesodermstreifen gelegen sind. Als secundäre Leibeshöhle (Cölom, Deuterocöl, Enterocöl) gilt nur der Hohlraum, welcher im Inneren der Mesodermstreifen auftritt, aus welchem also die Höhle des Herzbeutels und die Bauchhöhle entstehen. — Da die secundäre Leibeshöhle bei den Embryonen mancher Wirbeltiere nicht nur zwischen den Seitenplatten auftritt, sondern durch die ganzen Ursegmente sich erstreckt, führte Hatschek speciell für die Höhle zwischen den Seitenplatten den Namen Splanchnocöl ein.

3) Bei den höheren Wirbeltieren wird die Peritonealhöhle durch das Zwerchfell in zwei Teile geteilt, in die Brustfellhöhle (Pleuralraum) und in die Bauchhöhle (Peritonealhöhle) im engeren Sinn.

einander nicht in epithelialem Verband, sondern in einem lockereren Verhältnis, sie können sich von einander entfernen, sich wandernd bewegen oder können durch Ausläufer in netzartige Verbindung treten und verschiedenerlei Zwischensubstanz zwischen sich entwickeln. Das Mesenchym ist die embryonale Anlage der sog. mesenchymatischen Gewebe, zu welchen das Bindegewebe, ferner Knorpel, Knochen und Zahnbein, Blutgefäße und Lymphgefäße mit Blut und Lymphe, die lymphoiden Organe, die glatte Musculatur und ein Teil der quergestreiften Musculatur gehören. — Das Mesenchym wird oft als Stützsubstanz, Bindesubstanz oder auch als Zwischenblatt bezeichnet, letzteres aus dem Grunde, weil das Mesenchym zwischen die Organanlagen hineindringt und alle Hohlräume zwischen den Organen occupirt.

Die Entstehung des Mesenchyms sehen wir am schönsten bei den Selachiern, indem hier das Mesenchym aus den epithelialen Teilen des Mesoderms, also aus den Ursegmenten und den Seitenplatten herauswuchert (Fig. 22). Man findet diese Vorgänge in einem späteren Capitel beschrieben (s. Selachier).

Eine strenge Abgrenzung des Mesenchyms gegen das übrige Mesoderm ist nicht durchzuführen, da ja an vielen Stellen Mesenchym aus epithelialem Mesoderm entsteht. Es ist daher auch nicht passend, das Mesenchym als Keimblatt zu bezeichnen; sondern das Mesenchym entsteht aus Teilen des mittleren Keimblattes.

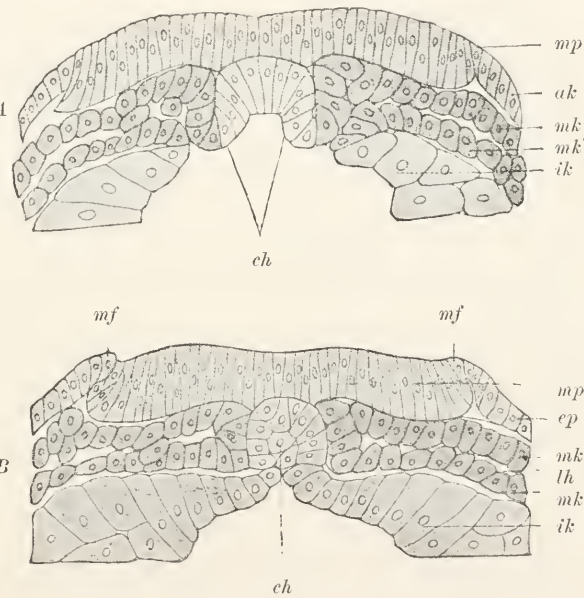


Fig. 18 *A* u. *B*. Querschnitte durch einen Embryo des Wassermolches (Triton taeniatus) zur Zeit der Bildung der Chorda. (Nach O. Hertwig.) *ak* Ektoderm, *ch* Chordaanlage, *ik* Entoderm, *mp* Medullarplatte, *mf* Medullarwülste, *mk* Mesoderm.

Die Chorda (Wirbelsaite) entsteht median zwischen den beiden Mesodermstreifen. Bei Amphioxus wird sie aus dem mittleren Streifen des Entoderms gebildet, welcher zwischen den beiden Mesodermfalten gelegen ist (Fig. 16). Ebenso verhält es sich auch bei manchen anderen Wirbeltieren z. B. bei den Selachiern und bei manchen Amphibien (Fig. 18). Die Bildungsweise der Chorda ist in diesen Fällen folgende: der mittlere Streifen des Entoderms, welchen man das Chorda-Entoderm nennen könnte, faltet sich median aufwärts, wobei an der Unterseite eine Rinne, die Chordarinne auftritt; die

Falte schließt sich aber dann, und es entsteht eine compacte, stabförmige Zellmasse mit rundem Querschnitt. Unter derselben schließt sich das Entoderm von den Seiten her zu einer continuirlichen Schicht zusammen (Fig. 18 *B*).

Bei manchen Wirbeltieren, bei welchen die eingestülpte Schicht ziemlich dick ist, differenzirt sich die Chorda gleichzeitig mit den Mesodermstreifen in der Weise, daß die seitlichen Teile der eingestülpten Schicht die beiden Mesodermstreifen geben, während der mittlere Teil derselben zur Chorda wird; dabei sondert sich die unterste Zellenlage der eingestülpten Schicht (sowohl unter den Mesodermstreifen, wie unter der Chorda) als Darmepithel ab.

Nach dem Vorschlage von Goette kann man die Anlage des Darmepithels als Enteroderm bezeichnen. Dann lassen sich also die Vorgänge so ausdrücken: aus der an der Dorsalseite der Gastrula eingestülpten Schicht entstehen die beiden Mesodermstreifen, die Chorda und das Enteroderm. Da die eingestülpte Schicht als primäres Entoderm bezeichnet wird, so kann man auch sagen: das primäre Entoderm (primäres inneres Keimblatt) sondert sich in das Mesoderm (mittleres Keimblatt), in die Chordaanlage und in das secundäre Entoderm (secundäres inneres Keimblatt, Darmdrüsenblatt, Enteroderm).

Die Entwickelungsvorgänge bei der Anlage der Organe.

Ehe wir nun zur Besprechung der Entwickelung der Organe übergehen, wollen wir zuerst noch im Allgemeinen die Bildungsweisen von Organanlagen betrachten, also die verschiedenartigen Vorgänge, welche bei der Entstehung von Organen an den Keimblättern auftreten können. Die hauptsächlichsten Arten von Vorgängen sind folgende:

1) Zellenbewegungen. Viele Embryonalzellen, insbesondere die Mesenchymzellen, haben die Fähigkeit der Ortsbewegung in ähnlicher Weise wie Rhizopoden; solche Zellen können also von irgend einer Stelle sich entfernen, irgend eine Stelle aufsuchen, an irgend einer Stelle sich anhäufen. Am schönsten sieht man solches Wandern einzelner Zellen auf dem durchsichtigen Dottersack mancher Knochenfische. Zellenwanderungen kommen schon bei der Keimblätterbildung vor, sie können z. B. eine einseitige Verdickung einer Blastodermscheibe bewirken, oder es können bei der Bildung eines epithelialen Blattes auf einer Blastodermscheibe die tieferen Zellen in das Epithel sich eindrängen. Oft wandern Zellen aus einem Epithel aus (vgl. 6).

2) Differenzierung. Wenn in einer gleichmäßigen Zellmasse oder einem gleichmäßigen Epithel ein Teil der Zellen ein anderes Ansehen annimmt, so nennt man dies eine Differenzirung. So werden z. B. in dem gleichmäßigen Peritonealepithel auf einmal größere Zellen sichtbar, die Genitalzellen. Oder es tritt in einer gleichmäßigen lockeren Mesenchymmasse eine dichtere Zellengruppe auf, welche die erste Anlage eines Knorpels ist; oder die mittleren Zellen in der dichten Mesenchymmasse werden zu Knorpelzellen, indem sie zwischen sich knorpelige Intercellularsubstanz abscheiden. Oder es werden in einem gleichmäßigen Hautepithel einige Zellen zu Sinneszellen oder zu Drüsenzellen, während die übrigen Zellen gewöhnliche Epithelzellen bleiben. Die Differenzirung oder Sonderung ist einer der häufigsten Vorgänge in der Entwickelungsgeschichte [1]).

1) Man ist gewöhnlich der Meinung, daß die Differenciation der Zellen in den

3) Ungleichmäßiges Wachstum. Das ungleichmäßige Wachstum rührt wohl fast immer von Differenzirung her oder führt zu Differenzirung. Das ungleichmäßige Wachstum kann von zweierlei Art sein: entweder beruht es auf besonderer Größenzunahme mancher Zellen oder auf besonderer Häufigkeit der Zellteilungen. Es kann z. B. bei einem jungen Drüsenschlauche ein Teil desselben sehr stark wachsen, indem die Zellen durch Entwickelung von Drüsensecret sich sehr vergrößern. Das ungleiche Wachstum durch ungleiche Häufigkeit der Zellteilungen ist aber viel wichtiger und führt unter Umständen zu großen Formveränderungen, wie wir unter 4—7 sehen. Wenn z. B. in einem gleichmäßigen Epithel an einer Stelle die Zellen sich besonders rasch teilen, so entsteht an dieser Stelle eine Volumsvergrößerung, welche gewöhnlich eine Ausstülpung oder Einstülpung hervorruft.

4) Krümmung, Faltung und Rohrbildung. Eine Zellplatte kann von den Seiten her zusammengedrückt werden, so daß sie sich krümmen muß. Oder es kann im Inneren der Zellplatte durch ungleichmäßiges Wachstum oder durch Zellenbewegungen eine Spannung entstehen, deren Folge eine Krümmung ist[1]). Dauert der Vorgang an, so kann die Zellplatte zu einem Rohre zusammengebogen werden. Dabei kann die Zellplatte in der Mittellinie geknickt werden, so daß da eine Furche entsteht. Wir sehen diesen Vorgang am schönsten bei der Bildung des Medullarrohres der Amphibien. — Ganz ähnlich wie die Bildung eines Rohres erfolgt die Bildung einer Falte. Von besonderem Interesse ist die Falte, welche kein Lumen enthält, die sog. geschlossene Falte, bei welcher also die beiden Blätter dicht auf einander liegen, so daß ihre Zellen in der Einfaltungsebene sich oft nicht unterscheiden lassen; dabei ist aber doch der Vorgang der Einfaltung wenigstens durch eine oberflächliche Rinne und durch die Stellung der Zellen gekennzeichnet. Die besten Beispiele der geschlossenen Falte bietet die Bildung der Medullarrohranlage bei den Petromyzonten und bei den Teleosteern.

In ähnlicher Weise wie bei einer Platte durch Zusammendrücken von den Seiten her eine Krümmung bewirkt werden kann, bringt bei einem Rohre eine Zusammenstauchung in der Längsrichtung eine seitliche Krümmung hervor; bei fixirten Enden des Rohres wird ein Längenwachstum des Rohres zu demselben Resultat führen; auf diese Art sehen wir oft Krümmungen von Rohren entstehen, z. B. die Aufknäuelung am vorderen Teil des Urnierenganges oder vorübergehende Zickzackbildungen des Medullarrohrs der Knochenfische.

5) Ausstülpung oder Einstülpung, Zottenbildung oder Schlauchbildung. Wenn an einem epithelialen Blatte eine Ausstülpung oder Einstülpung entsteht, welche über eine gewisse Strecke sich fortsetzt, so ist dies gleichbedeutend mit der Bildung einer nach außen gehenden oder nach innen einspringenden Falte. Wenn aber die Ausstülpung sich auf eine Stelle beschränkt, so entsteht ein

---

Ruhephasen der Zelle eintrete, indem der Lebensproceß einer Zelle sich im Vergleich zu anderen Zellen ein wenig verändere. Dies kommt gewiß häufig vor, aber es besteht auch die Möglichkeit, daß die Differenciation bei einer Teilung eintritt. Bei der Furchung mancher wirbelloser Tiere (z. B. Nematoden) ist leicht zu sehen, daß die zwei Teilzellen einer Zelle schon während der Teilung ganz verschieden sich verhalten (Differenciationsteilung).

1) Die Bedeutung derartiger Krümmungen für die Entwickelung ist besonders von His betont worden. Ich verweise auf die Schriften von His, welche in den Litteraturverzeichnissen bei den Teleostcern und bei den Selachiern aufgeführt sind.

zapfenartiger Auswuchs, eine vorspringende Papille oder Zotte, oder ebenso bei der Einstülpung eine sich einsenkende Blase oder ein einwachsender Schlauch. In beiden Fällen beruht der Vorgang auf ungleichmäßigem Wachstum, speciell darauf, daß an der betreffenden Stelle des Epithels eine lebhafte Zellvermehrung stattfand. In dieser Weise entstehen z. B. alle tubulösen oder alveolären Drüsen.

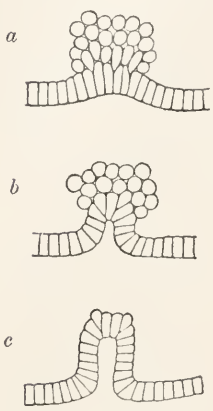


Fig. 19. Wucherung und Ausstülpung, schematisch. *a* Wucherung, Proliferation, *b* Uebergang zwischen Proliferation und Ausstülpung, *c* Ausstülpung.

6) Als Einwucherung oder Proliferation bezeichne ich den Vorgang, daß an einem Teile eines Epithels Zellen nach einer Seite des Epithels hin heraustreten (Fig. 19a). Entweder bleiben die proliferirten Zellen in compacter Masse beisammen, wie es z. B. bei der sogenannten soliden Anlage von Drüsen der Fall ist, oder aber sie zertreuen sich, wie dies bei der Proliferation des Mesenchyms gewöhnlich geschieht. — Wenn die Einwucherung zur Bildung einer compacten Masse führt, so kann dieser Vorgang einer Einstülpung gleichwertig sein; sicherlich kann durch cenogenetische Abänderung anstatt einer Einstülpung eine Einwucherung erscheinen. Allein es darf nicht vergessen werden, daß auch aus einer früheren Einwucherung eine Einstülpung entstanden sein kann; wenn also eine Organ manchmal durch Einstülpung und manchmal durch Einwucherung entsteht, so darf man nicht immer die Einstülpung für den primitiven Bildungsmodus halten, sondern es müssen beide Möglichkeiten erörtert werden.

7) Die Abspaltung. Dieser Vorgang ist der Einwucherung nahe verwandt; er besteht darin, daß das Epithel sich an einer Stelle beträchtlich verdickt und dann an der Oberfläche der Verdickung wieder epithelialen Habitus annimmt, worauf die Verdickung als selbständige Organanlage sich ablöst. Bei vielen wirbellosen Tieren entstehen die Ganglien in dieser Weise aus Verdickungen des Ektoderms. Auch bei den Wirbeltieren kommt die Abspaltung vor, z. B. bei der Entstehung von Blutanlagen am splanchnischen Blatte des Mesoderms. Ganz ähnlich ist auch die Bildungsweise der Chorda bei manchen Amphibien (z. B. beim Frosch).

Organe des Ektoderms (äußeren Keimblattes).

Was die aus den Keimblättern entstehenden Organe betrifft, so sollen dieselben hier nur aufgezählt und die Art ihrer Entstehung kurz angegeben werden[1]). Wir besprechen zuerst die Organe des Ektoderms, dann diejenigen des Entoderms, nachher diejenigen des Mesoderms.

Das äußere Keimblatt, das Ektoderm, wird auch Hautsinnesblatt genannt, und sind damit seine Leistungen schon bezeichnet; von dem Ektoderm geht die Bildung der Haut, des Nervensystems und

1) Eine eingehende Beschreibung der Organentwickelung kann in diesem Buche nicht gegeben werden; es ist dies auch nicht notwendig, da alle Lehrbücher der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Wirbeltiere die Organentwickelung behandeln. Ich verweise auf die Lehrbücher von O. Hertwig, von Kollmann und von O. Schultze.

der Sinnesorgane aus. Aus dem Ektoderm entstehen demnach folgende Organe.

a) Die epitheliale Schichte der Haut, die Epidermis und alle von der Epidermis sich ableitenden Gebilde, also die Hornzähne der Cyclostomen, die epidermoidalen Teile der Hautzähne und der echten Zähne, der Schuppen und Schilder, der Haare und Federn, die Klauen, Hufe und Nägel, die Hornscheide der Schnäbel, die Hornscheide der Hörner, ferner die Hautdrüsen, Schweißdrüsen, Talgdrüsen und Milchdrüsen. — Vom Ektoderm werden auch die epithelialen Auskleidungen der Mundhöhle und der Kloake gebildet.

b) Das ganze Nervensystem und die Sinnesepithelien, vor allem das Centralnervensystem (Gehirn und Rückenmark), die Ganglienknoten (die Spinalganglien, die Ganglien der Kopfnerven und die Ganglien des Sympathicus), die Sinnesorgane der Haut und die epithelialen Anlagen der Nase, des Auges und des Ohrlabyrinthes. Außerdem entsteht vom Ektoderm aus die Linse des Auges. Da die Nervenfasern von Zellen des Centralnervensystems, der Ganglien oder der Sinnesepithelien auswachsen, so gehören auch sämtliche Nervenfasern dem Ektoderm an.

Die Anlage des Centralnervensystems zeigt sich bei den Embryonen der Wirbeltiere schon früh, schon zur Zeit der Gastrulation oder bald nachher. An der Dorsalseite des Embryo differenzirt sich im Ektoderm eine längliche Platte, die Medullarplatte (Fig. 18); dieselbe nimmt an Dicke zu, während das übrige Ektoderm dünner wird. Die Medullarplatte faltet sich zusammen und bildet ein Rohr, das Medullarrohr; es geschieht dies in der Weise, daß die Ränder der Medullarplatte sich erheben und so die Medullarwülste bilden, während die Platte in der Mittellinie eingeknickt wird und hier eine Rinne, die Medullarrinne, entsteht[1]); der Schluß des Medullarrohrs vollzieht sich dadurch, daß die Medullarwülste oben zusammenstoßen und sich nahtartig vereinigen. Diese Vereinigung beginnt in der Gegend des Hinterhirns und schreitet von da nach vorn und nach hinten hin fort. Nachher trennt sich das Medullarrohr von dem darüberliegenden Ektoderm ab (Fig. 20). — Bei manchen Wirbeltieren (Petromyzonten, Teleosteer, einige Ganoiden) wird das Medullarrohr solid angelegt, d. h. die Medullarplatte bildet eine geschlossene Falte (Fig. 55 u. 56), in welcher erst später eine Höhlung auftritt.

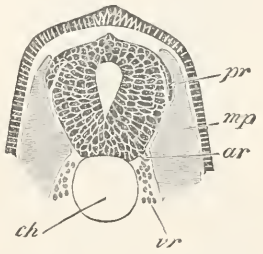


Fig. 20. Querschnitt durch die Rückengegend eines Embryo von Torpedo. (Nach Balfour.) Die ektodermalen Organe (Haut und Medullarrohr) sind dunkel dargestellt. *ar* vordere Spinalnervenwurzeln, *ch* Chorda, *mp* Myotom, *pr* Spinalganglienanlage, *vr* Mesenchym (Sklerotom).

Das Medullarrohr bildet in seinem vorderen Teile das Gehirn, in seinem übrigen Teile das Rückenmark. Der Gehirnteil des Medullarrohrs erweitert sich und teilt sich in 3 Blasen, die Vorder-

1) Es ist nicht zu empfehlen, die Ausdrücke Medullarrinne und Medullarwülste in Rückenrinne und Rückenwülste zu übersetzen; denn manche Autoren bezeichnen als Rückenrinne und Rückenwülste vergängliche Bildungen auf der Medullarplatte, welche wieder verschwinden, ehe die Medullarwülste und die Medullarrinne auftreten.

hirnblase, die Mittelhirnblase und die Hinterhirnblase. Von der Vorderhirnblase stülpen sich nach den Seiten hin 2 kleine Blasen aus, die primären Augenblasen: ferner entstehen am Vorderhirn ebenfalls durch Ausstülpung 2 vorderste Blasen, die Großhirnblasen. Späterhin hat man an der Gehirnanlage fünf Teile zu unterscheiden: 1) die Großhirnblasen, 2) das Zwischenhirn, welches aus dem nach der Bildung des Großhirnblattes übrig bleibenden Teil der Vorderhirnblase entstanden ist, 3) das Mittelhirn, 4) das Kleinhirn und 5) das Nachhirn (das sog. verlängerte Mark). Das Kleinhirn entsteht am vordersten Teile der Hinterhirnblase, das Nachhirn entspricht dem übrigen Teile der Hinterhirnblase.

Das Lumen des Medullarrohrs erhält sich zeitlebens, wird aber durch die Verdickung der Wandungen des Rohres mehr oder weniger eingeengt: aus demselben gehen im Rückenmark der Centralkanal, im Gehirn die Ventrikel des Gehirns hervor.

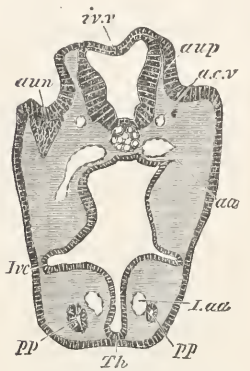


Fig. 21. Querschnitt durch den Kopf eines Selachierembryo. *aup* Ohrgrube, *aun* Ganglion des Hörnerven, *ivv* Dach des 4. Ventrikels (Hinterhirnteil des Medullarrohrs), *acv* vordere Cardinalvene, *aa* Aortenwurzel, *Iaa* Gefäß im Mandibularbogen, *pp* Kopfhöhle (Mesodermhöhle) im Mandibularbogen, *Ivc* 1. Kiemenspalte, *Th* Anlage der Thyreoidea.

Die Spinalganglien und die Ganglien der Kopfnerven differenziren sich an den Medullarwülsten, an der Uebergangsstelle von der Medullarplatte zu dem dünneren Ektoderm. Ungefähr zu der Zeit, wenn das Medullarrohr sich schließt, treten die Anlagen derselben am oberen Rande der Medullarplatten hervor und liegen nach dem Schluß des Medullarrohrs auf demselben auf (Fig. 20), sie wachsen dann an den Seiten des Medullarrohrs herab. — Die Ganglien des Sympathicus entstehen wahrscheinlich aus abgespaltenen Teilen der Spinalganglien.

Als Anlage der Nase machen sich 2 flache Gruben im Ektoderm des Kopfes bemerkbar, die beiden Geruchsgrübchen. Indem dieselben sich in die Tiefe einsenken und ihre Oeffnung sich verengt, entstehen 2 Nasensäcke, wie sie bei den meisten Fischen zeitlebens bleiben. Bei den Amphibien und bei den höheren Wirbeltieren bestehen Oeffnungen der Nasensäcke in die Mundhöhle (Choanen).

Die Anlage des Gehörlabyrinths ist jederseits dargestellt durch eine Einsenkung des Ektoderms (Fig. 21), aus welcher ein Bläschen hervorgeht, das Ohrbläschen. Dasselbe schnürt sich vom Ektoderm ab und teilt sich später in den Utriculus und den Sacculus; an ersterem entwickeln sich die 3 halbzirkelförmigen Kanäle, an letzterem entsteht bei höherer Entwickelung die Schnecke.

Das Auge entsteht aus der primären Augenblase, welche wir schon oben aus dem Vorderhirn entstehen sahen. Dieselbe wächst nach hinten und außen gegen das äußere Ektoderm vor, bis sie dasselbe berührt. Dann stülpt sich die äußere und die ventrale Wand derselben ein; gleichzeitig senkt sich von außen her die Linse in die Einstülpung ein, während von der ventralen Seite Mesenchym in die Einstülpungshöhle hineinwächst, um den Glaskörper zu bilden. In-

folge der Einstülpung besitzt der Augenbecher eine doppelte Wandung; das innere Blatt desselben erzeugt am Grunde des Bechers die Netzhaut (Retina), das äußere Blatt wird zum Pigmentepithel derselben. Die Linse wird vom Ektoderm gebildet, entweder durch Abspaltung oder durch Abschnürung einer blasenartigen Einstülpung.

Organe des Entoderms (inneren Keimblattes).

Aus dem Entoderm im engeren Sinne, d. h. dem Entoderm, welches nach der Abtrennung der Mesodermstreifen und der Chorda vorhanden ist (secundäres Entoderm, Enteroderm), entstehen folgende Organe:

a) die epitheliale Auskleidung des Darmkanals von der Mundhöhle bis zum After oder bis zur Kloake, also das Epithel der Schleimhaut des Kiemendarmes, der Speiseröhre, des Magens und des Darmes. Ferner alle Drüsen, welche in der Schleimhaut der verschiedenen Darmabschnitte liegen und in den Darmkanal münden.

b) alle drüsigen Organe, welche von dem Darme aus entstehen, nämlich die Thymusdrüse, die Schilddrüse, die Nebenschilddrüsen, die Schwimmblase oder die Lunge, die Leber und die Bauchspeicheldrüse.

Das entodermale Epithel, welches den Kiemendarm auskleidet, bildet auch den größten Theil der Auskleidung der Kiemenspalten (Visceralspalten), indem bei der Bildung einer Kiemenspalte eine Ausstülpung des Entoderms gegen das Ektoderm hin wächst (Fig. 21) und dort mit einer niedrigen Einstülpung des Ektoderms verschmilzt, worauf die Kiemenspalte durchbricht. Gewöhnlich werden 4—6 Paar Kiemenspalten gebildet, bei den Cyclostomen 7—14 Paar, bei Amphioxus noch viel mehr (ungefähr 90 Paar primäre Kiemenspalten).

Die 1. Kiemenspalte heißt das Spritzloch; sie bleibt nur bei manchen Fischen bestehen. Bei den anuren Amphibien, ferner den Reptilien, Vögeln und Säugetieren geht aus der 1. Kiemenspalte die Paukenhöhle des Ohres mit der Tuba Eustachii hervor.

Bei wasserbewohnenden Wirbeltieren dienen die Kiemenspalten zur Kiemenatmung, und es entwickeln sich an den zwischen den Kiemenspalten gelegenen Kiemenbögen die Kiemenblättchen, in welche Gefäßschlingen hineingehen, so daß für den Gasaustausch des Blutes eine große Fläche geboten ist. — Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren werden die Kiemenspalten im Embryo angelegt, aber die Kiemenbögen entwickeln keine Kiemenblättchen, und die Kiemenspalten werden bis auf gewisse Reste rückgebildet.

Die Thymusdrüse (Glandula thymus) entsteht am Kiemendarm aus Teilen des Epithels der Kiemenspalten. Die Schilddrüse (Glandula thyreoidea) wird vom Boden des Kiemendarmes aus median durch eine hohle Ausstülpung oder eine solide Wucherung angelegt. Die Nebenschilddrüsen nehmen ihren Ursprung von Teilen des Epithels der letzten Kiemenspalte.

Die Schwimmblase der Fische entsteht durch eine dorsale oder ventrale Ausstülpung vom vorderen Teile des Oesophagus aus[1]). Die

1) Als dorsale Ausstülpung entsteht die Schwimmblase bei den meisten Knochenfischen (s. das Kapitel Teleosteer) und bei manchen Ganoiden (z. B. Acipenser). Bei anderen Ganoiden, wie bei Lepidosteus und Amia, liegt die Schwimmblase ebenfalls dorsal, aber ist paarig gestaltet. Bei einigen Ganoiden (Polypterus und Calamoichthys) ist die Schwimmblase ein ventrales paariges Organ, und dasselbe gilt

Lungen der Dipnoer, Amphibien und Amnioten entstehen durch eine ventrale Ausbuchtung am vorderen Teile des Oesophagus; dieselbe ist ursprünglich rinnenartig und am unteren Ende erweitert; sie schnürt sich von hinten nach vorn von dem Oesophagus ab, nur am vorderen Ende bleibt die Verbindung mit dem Oesophagus erhalten als Eingang in den Kehlkopf. Der folgende Teil wird zur Luftröhre (Trachea), der unterste Teil wächst nach den beiden Seiten hin aus und erzeugt die beiden Bronchien und die beiden Lungen.

Die Leber entsteht gewöhnlich durch eine Ausstülpung der ventralen Darmwand; dieselbe ist in der Duodenalgegend gelegen, bei den mit Dottersack und Dottergang versehenen Wirbeltieren unmittelbar vor der Abgangsstelle des Dotterganges. Die Ausstülpung erhält dann mehrere Divertikel, von welchen die Entwickelung des Lebergewebes ausgeht. Der Ductus choledochus entwickelt sich aus der Mündung der Ausstülpung, während die ganze Leberanlage von der ventralen Darmwand abrückt. Die Gallenblase entsteht meist aus einem kleinen Divertikel, welches dicht hinter der Leberausstülpung zwischen den beiden ventralen Pankreasanlagen gebildet wird und bei der Bildung des Ductus choledochus an diesen zu liegen kommt. — Bei den Knochenfischen ist die Leberanlage eine solide Zellmasse, welche an der Ventralseite der Darmanlage sich befindet.

Die Bauchspeicheldrüse (das Pankreas) entsteht ebenfalls durch Ausstülpungen am Duodenalteil des Darmes; meist sind drei Pankreasanlagen vorhanden, eine dorsale und zwei ventrale. Der Ausführungsgang, welcher aus der Verschmelzung der Mündungen der beiden ventralen Pankreasanlagen hervorgeht, heißt Ductus Wirsungianus, der Ausführungsgang der dorsalen Pankreasanlage ist der Ductus Santorini. Der eine der beiden Gänge kann rudimentär werden.

Organe des Mesoderms (mittleren Keimblattes).

Es wurde schon oben gesagt, daß wir an dem Mesoderm die epithelialen und die mesenchymatischen Teile unterscheiden müssen. Aus den epithelialen Teilen des Mesoderms entsteht Folgendes:

a) die segmentale Musculatur und ein großer Teil der Musculatur der Extremitäten.

b) die epitheliale Auskleidung der Pericardialhöhle, der Pleuralhöhle und der Peritonealhöhle, das Keimepithel, die epithelialen Bestandteile der Vorniere, der Vornierengang (Urnierengang, Wolff'scher Gang), die epithelialen Bestandteile der Urniere, die epithelialen Bestandteile der bleibenden Niere der Amnioten, die Harnleiter der Amnioten, die bei vielen Wirbeltieren aus dem Urnierengang hervorgehenden Samenleiter, die Eileiter (Müller'schen Gänge) und die von denselben stammenden Teile des weiblichen Geschlechtsapparates.

Was die mesenchymatischen Teile des Mesoderms betrifft, so ist das Mesenchym an allen Organen des Wirbeltierkörpers beteiligt; zu manchen Organen liefert das Mesenchym glatte oder quergestreifte Musculatur, zu manchen Knorpel oder Knochen, aber zu allen Organen giebt es die bindegewebigen Bestandteile und die Gefäße. Die hauptsächlichen Leistungen des Mesenchyms sind folgende:

---

für die Dipnoer Lepidosiren und Protopterus. So bestehen also Uebergänge zu der paarigen ventralen Lunge der Amphibien und höheren Wirbeltiere.

a) das ganze Stützgerüst des Körpers (mit Ausnahme der Chorda), also alle Knochen und Knorpel, insbesondere die knorpelige oder knöcherne Wirbelsäule, das Kopfskelett und das Extremitätenskelett; ferner das Zahnbein und der Cement der Hautzähne und Zähne;

b) das Bindegewebe und die Musculatur der Haut, das Bindegewebe und die Musculatur des Darmes und seiner drüsigen Organe, das Bindegewebe und die Musculatur der Harn- und Geschlechtsorgane, das Bindegewebe und ein Teil der Musculatur im Kopf und in den Extremitäten; ferner das Bindegewebe zwischen der Musculatur überhaupt und die Sehnen der Muskeln sowie die Bänder am Skelett;

c) das Blutgefäßsystem und das Lymphgefäßsystem, sämtliche Lymphgefäße und Blutgefäße mit ihren endothelialen Auskleidungen, ihren bindegewebigen und musculösen Bestandteilen, das Herz und die Lymphherzen, ferner die blutbildenden Organe: die Milz, das lymphoide Gewebe der Urniere und das Knochenmark.

Es ist nun in Bezug auf die mesodermalen Organe noch einiges nachzutragen.

Was die segmentale Musculatur betrifft, so entwickelt sie sich aus den Ursegmenten, zuerst und hauptsächlich aus der medianwärts gelegenen Wand derselben (Fig. 22), nachher auch aus der lateralwärts gelegenen Wand. Man nennt denjenigen Abschnitt eines Ursegments, welcher für die segmentale Musculatur bestimmt ist, das Myotom. Bei manchen Wirbeltieren (z. B. den Selachiern) hat jedes Ursegment ursprünglich einen Hohlraum (das Myocöl), welcher nach unten in die Leibeshöhle (das Splanchnocöl) übergeht. Diese Verbindung zwischen der Höhle des Ursegments und der Leibeshöhle wird aber bald geschlossen, das Ursegment löst sich von den Seitenplatten ab und wächst über die Seitenplatten herab; daher reicht die segmentale Musculatur später bis nahezu zur ventralen Mittelinie (wie man dies bei jedem Fisch leicht sieht). — Es wird jedes Muskelsegment auf der Höhe der Chorda in der Weise geknickt, daß die durch die Knickung entstandene Spitze nach vorn geht, das obere und das untere Ende des Ursegments aber nach hinten stehen [1]).

Während die Myotome über die Seitenplatten herabwachsen, geben sie an ihrem unteren Ende Knospen ab, die Muskelknospen; diese treten in denjenigen Segmenten, in welchen die Extremitäten entstehen, in die Extremitätenanlage ein und liefern die erste Musculatur der Extremität; in den übrigen Segmenten lösen sie sich auf, und ihre Zellen sind von den umgebenden Mesenchymzellen nicht mehr zu unterscheiden. — Aehnliche Muskelknospen treten bei manchen Fischen vom oberen und vom unteren Ende der Myotome in die unpaaren Flossen ein und bilden die Musculatur an den Flossenstrahlen.

Die Leibeshöhle der Wirbeltiere tritt zwischen den Seitenplatten auf, wie schon oben gesagt wurde; sie besteht also ursprünglich aus 2 seitlichen Hohlräumen, und wenn diese sich ausdehnen, umschließen sie den Darm, und die Seitenplatten kommen oberhalb des Darmes und unterhalb des Darmes von den Seiten her ganz nahe an

1) Man sehe die Abbildungen in dem Capitel: Teleosteer. — Alle hier in diesem Abschnitt erwähnten Vorgänge werden in späteren Capiteln genauer beschrieben und durch Abbildungen erläutert.

einander; es bleibt da nur eine dünne Wand, nämlich oberhalb des Darmes das dorsale Mesenterium, unter dem Darme das ventrale Mesenterium. Das ventrale Mesenterium wird dann größtenteils resorbirt, und dadurch fließen die beiden seitlichen Teile zu der einheitlichen Leibeshöhle zusammen.

Die Leibeshöhle der Wirbeltiere hat ursprünglich einen excretorischen Charakter, und die Bildung der Excretionsorgane steht daher anfangs mit der Leibeshöhle im Zusammenhang. Bei denjenigen Wirbeltieren, bei welchen es Pori abdominales giebt, oder bei welchen an der Vorniere oder Urniere flimmernde Trichter von der Peritonealhöhle in die Excretionsorgane führen, ist der excretorische Charakter des Peritonealepithels nicht zu bezweifeln. Nur bei den höheren Wirbeltieren, bei welchen die bleibenden Nieren keine offene Verbindung mit der Peritonealhöhle haben, hat die Peritonealhöhle sozusagen einen Functionswechsel durchgemacht und steht ebenso wie die Pleuralhöhle und die Pericardialhöhle mit dem Lymphsystem in Verbindung.

An Excretionsorganen muß man bei den Wirbeltieren dreierlei unterscheiden:

1) die Vorniere (Kopfniere, Pronephros),
2) die Urniere (Mesonephros),
3) die bleibende Niere der Amnioten (Metanephros).

Die Vorniere entsteht an dem äußeren Blatt der Seitenplatten, an der Somatopleura. Es bilden sich hier einige segmentale Ausstülpungen, die Vornierentrichter, welche sich außerhalb der Somatopleura miteinander verbinden und sich in den Vornierengang fortsetzen, welcher durch Abschnürung einer Falte von der Somatopleura entsteht [1]). Gegenüber den Vornierentrichtern entwickelt sich an dem dorsalen Mesenterium ein vorspringender Gefäßknäuel (Glomus, Glomerulus der Vorniere) oder mehrere solche. Bei manchen Wirbeltieren wird derjenige Teil der Leibeshöhle, welcher die Vornierentrichter und den Glomerulus enthält, von der übrigen Leibeshöhle abgeschnürt und stellt die Vornierenkammer dar.

Die Urniere entsteht hinter der Vorniere; sie wird im einfachsten Falle in der Weise gebildet, daß die Verbindungskanälchen, welche zwischen den Myotomen der Ursegmente und der Leibeshöhle gelegen sind, nachdem sie sich von den Myotomen abgelöst haben, in den Urnierengang einmünden (s. das Capitel Selachier).

Bei der Urniere der niederen Wirbeltiere beginnen die Urnierenkanälchen mit flimmernden Trichtern (den Nephrostomen) in der Leibeshöhle. An den Urnierenkanälchen bilden sich Aeste, welche in Malpighi'schen Körperchen ihren Ursprung nehmen. Aus dem Bau der Vorniere kann man den Schluß ziehen, daß ein Malpighi'schen Körperchen einem abgeschnürten Teile der Leibeshöhle zu vergleichen ist, welches einen Glomerulus enthält. Zwischen den Urnierenkanälchen bildet sich aus mesenchymatischer Grundlage das lymphoide Gewebe der Urniere aus.

Die bleibende Niere (Metanephros) der Amnioten bildet sich zum einen Teil vom hinteren Ende der Urniere aus, zum anderen

1) Bei den Selachiern ist aber von einigen Autoren beobachtet worden, daß der Vornierengang zum Teil vom Ektoderm aus gebildet wird (s. das Capitel: Selachier).

Teil von einer Ausstülpung des Endes des Urnierenganges, welche hauptsächlich das Nierenbecken und den Harnleiter erzeugt.

Das Mesenchym entsteht an verschiedenen Stellen der Ursegmente und der Seitenplatten (Fig. 22). Die massigste Bildung von Mesenchym findet an der Uebergangsstelle zwischen dem Myotom und den Seitenplatten statt, indem in jedem Segment direct unter dem Myotom eine große Masse von Mesenchym herauswuchert und zwischen dem Myotom und der Chorda nach oben vordringt; diese Mesenchymmasse heißt das Sklerotom[1]). Die Sklerotome der einzelnen Segmente fließen zu einer einheitlichen Masse zusammen; diese schiebt sich medianwärts unter die Chorda und steigt auch seitlich neben dem Medullarrohr auf, dasselbe schließlich ganz umfassend. — Aus dem Mesenchym des Sklerotoms bildet sich unmittelbar auf der Chorda eine aus dichtem Bindegewebe bestehende häutige Umhüllung, die häutige Chordascheide, und darauf entsteht dann die knorpelige Anlage der Wirbelsäule, nämlich zuerst die oberen und die unteren Bögen, und dann die knorpeligen Ringe, welche die Chorda umhüllen und die Anlage der Wirbelkörper darstellen.

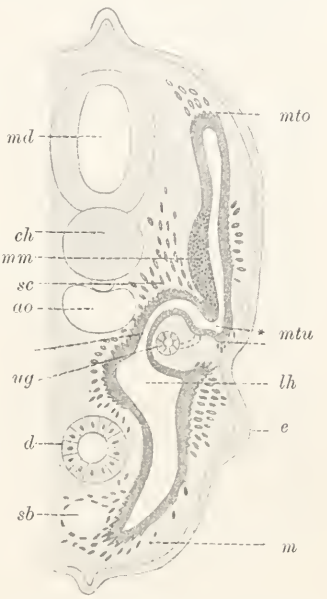


Fig. 22. Schematisirter Querschnitt durch einen Selachierembryo. *md* Medullarrohr, *ch* Chorda, *ao* Aorta, *d* Darm, *sb* Subintestinalvene, *mto* oberes Ende des Myotoms, *mtu* unteres Ende desselben, *mm* Muskelmasse des Myotoms, *lh* Leibeshöhle, *e* Extremität, *sc* Sklerotom, *m* Mesenchymzellen.

Das knorpelige Primordialcranium differenzirt sich in dem Mesenchym des Kopfes. Die Knochen des Schädels entstehen zum Teil durch Verknöcherung von Teilen des Knorpelschädels (primäre Kopfknochen), zum Teil durch Verknöcherungen im Bindegewebe (secundäre Kopfknochen, Deckknochen).

Die Gliedmaßen (Extremitäten) zeigen bei ihrer Entstehung ein Zusammenwirken von dreierlei Vorgängen: erstens erhebt sich an der betreffenden Stelle das Ektoderm zu einer vorspringenden Leiste oder einem vorspringenden zapfenartigen Auswuchs; zweitens vermehrt sich das Mesenchym reichlich unter der Erhebung des Ektoderms (Fig. 22); dieses Mesenchym stammt gewöhnlich von dem äußeren Blatte der Seitenplatten (der Somatopleura); drittens wachsen in die Extremität die Muskelknospen ein, von welchen schon oben die Rede war. Die Musculatur der Extremität entsteht nicht allein aus den Muskel-

1) Bei manchen Tieren tritt vom Ursegment aus eine kleine Ausstülpung auf, die Sklerotomhöhle. Manche Forscher (Rabl u. a.) legen dieser Ausstülpung palingenetische Bedeutung bei; ich betrachte sie als cänogenetisch, als eine bedeutungslose Begleiterscheinung der starken Auswucherung.

knospen, sondern auch aus dem Mesenchym. Das Skelet der Extremität entsteht durch Differenciation im Mesenchym und ist bei allen Wirbeltieren anfangs knorpelig; bei den Selachiern bleibt das knorpelige Skelet erhalten, bei den höheren Wirbeltieren werden die Knorpel teilweise durch Knochen ersetzt.

Das Blutgefäßsystem und das Lymphgefäßsystem sind theoretisch abzuleiten von Lücken und Spalträumen zwischen den Organen; sie können also als Reste der primären Leibeshöhle aufgefaßt werden (p. 28 Anm.).

Die Blutgefäße haben dreierlei Arten der Entstehung. In einigen Fällen entstehen Blutgefäße dadurch, daß Hohlräume zwischen den Organen von Mesenchymzellen umkleidet werden (z. B. medianes Gefäß auf dem Dottersack der Teleosteer, Herz der Selachier). Zweitens können Blutgefäße in der Art gebildet werden, daß aus dem Mesenchym eine compacte Zellmasse sich sondert, deren äußerste Zellen die Wand des Blutgefäßes darstellen, während die inneren Zellen als Blutzellen weggeschwemmt werden (z. B. Blutbildung in dem Gefäßhof des Hühnchens, in dem peristomalen Mesoderm der Selachier, in der Stammvene der Teleosteer). Drittens wachsen zahlreiche Blutgefäße durch Sprossung aus schon bestehenden Gefäßen hervor.

Das Herz hat ursprünglich die Gestalt eines Schlauches; bei den niederen Wirbeltieren entsteht es meist median als ein einheitliches Organ, bei den höheren Wirbeltieren wird es durch zwei seitliche Schläuche angelegt, welche dann medianwärts sich nähern und verschmelzen. Wir wollen nur die erstere Bildungsweise in das Auge fassen, da die letztere sicherlich von der ersten abzuleiten ist. Bei den niederen Wirbeltieren entsteht das Herz unter dem Kiemendarme oder unter dem Oesophagus zwischen den beiden median sich nähernden Blättern der Splanchnopleura des Pericardiums; ebenso wie die beiden Pleuroperitonealhöhlen medianwärts unter dem Darme sich nähern ebenso thun dasselbe die beiden Pericardialhöhlen; in dem ventralen Mesenterium zwischen den Pericardialhöhlen bildet sich der Herzschlauch. — Das Endothel des Herzschlauches wird von Mesenchymzellen gebildet; die contractile Wand des Herzschlauches besteht anfangs nur aus dem Pericardialepithel, wird aber dann durch contractile Mesenchymzellen (Muskelzellen) verstärkt. — Der ursprünglich geradlinig verlaufende Schlauch krümmt sich allmählich in Gestalt eines N und gliedert sich gleichzeitig in mehrere Teile, nämlich den Venensinus (Sinus venosus), den Vorhof (Atrium), die Herzkammer (Ventriculus) und den Aortenkegel (Conus arteriosus oder Bulbus arteriosus). Die hintere Spitze des N entspricht der Spitze des Ventrikels, die vordere Spitze, welche abgerundet zu denken ist, dem Atrium, der Anfangsteil des N dem Sinus venosus, der Endabschnitt des N dem Conus arteriosus oder (bei anderen Wirbeltieren) dem Bulbus arteriosus.

Was die großen Gefäße betrifft, so haben wir beim Embryo der Wirbeltiere (abgesehen von den Gefäßen des Dottersackes und der Allantois) hauptsächlich folgende zu beachten: erstens die Aorta descendens, das große Gefäß, welches durch die beiden Aortenwurzeln das arterielle Blut aus den Kiemenbögen oder aus den Aortenbögen erhält und welches, über dem Darme längs der Chorda verlaufend, durch zahlreiche Aeste den ganzen Rumpf und den Schwanz

mit arteriellem Blut versieht[1]); zweitens die Subintestinalvene, welche unter dem Darme in dem ventralen Mesenterium des Darmes verläuft; sie führt das venöse Blut des Darmes zu der Leber und schließlich in den Sinus venosus; drittens die Schwanzvene, welche, im Schwanzteil direct unter der Aorta verlaufend, das venöse Blut des Schwanzes zu der Subintestinalvene oder zu den Cardinalvenen bringt; viertens die beiden Cardinalvenen, welche durch die Urniere gehen oder seitlich längs der Urniere verlaufen und am Vorderende des Rumpfes mit den aus dem Kopf kommenden sog. vorderen Cardinalvenen sich vereinigen, um dann von beiden Seiten her als Ductus Cuvieri zum Sinus venosus zu gehen.

Die lymphoiden Organe entstehen aus dem Mesenchym. Die Milz bildet sich aus einer Mesenchymmasse am dorsalen Mesenterium des Magens. Das lymphoide Gewebe der Urniere entwickelt sich aus dem zwischen den Urnierenkanälchen gelegenen Mesenchym. Die Lymphdrüsen entstehen ebenfalls aus mesenchymatischen Anlagen, ebenso das Knochenmark, welches bei Amphibien und höheren Wirbeltieren die Function eines Blutzellen bildenden Organs übernimmt.

Das Blut der Wirbeltierembryonen enthält anfangs noch keine Blutzellen. Bei manchen Knochenfischen findet mehrere Tage lang eine Circulation des Serums ohne Blutzellen statt. Die ersten Blutzellen stammen embryonal aus soliden Gefäßanlagen, deren innere Zellen als Blutzellen fortgeführt werden. Diese ersten Blutzellen sind nur Erythrocyten (rote Blutkörperchen); erst später kommen aus den lymphoiden Organen Leukocyten (weiße Blutzellen) hinzu. Alle Blutzellen können theoretisch als schwimmende Mesenchymzellen aufgefaßt werden.

Cenogenetische Abänderungen der Entwickelungsweise.

Da die hauptsächlichen Organe bei allen Wirbeltieren homolog sind, so könnte man erwarten, daß jedes Organ bei allen Wirbeltieren dieselbe Entwickelungsweise habe. Dies ist aber nicht der Fall, sondern man sieht oft dasselbe Organ bei verschiedenen Wirbeltieren in abweichender Art sich entwickeln[2]). Es ist dann oft schwer zu entscheiden, welches die ursprüngliche Entwickelungsweise ist. Hält man die eine Entwickelungsweise für ursprünglich, so erscheinen die anderen als abgeändert. Man bezeichnet die ursprüngliche Entstehungsweise eines Organs als palingenetisch, die abgeänderte als cenogenetisch. Soweit die Vorgänge der Ontogenie palingenetisch sind, zeigen sie diejenige Bildungsart, nach welcher das Organ in der Stammentwickelung (Phylogenie) entstanden ist[3]).

---

1) Auf den Figuren 6 und 7 der Tafel sind die wichtigsten Gefäße zu sehen.

2) Selbst bei nahverwandten Tieren kann die Bildungsweise eines Organs verschieden sein, auch wenn im späteren Zustand eine große Uebereinstimmung in Bezug auf das Organ vorhanden ist; diese Thatsache erinnert an die bekannte Erfahrung, daß die Larven in einer Tiergruppe manchmal in Anpassung an ungleiche Lebensverhältnisse mehr verschieden geworden sind als die ausgebildeten Tiere (wie z. B. bei den Mücken). Auf Grund des Gesetzes der Vererbung im correspondirenden Lebensalter kann eine Entwickelungsstufe oder ein Entwickelungsvorgang im Laufe der phylogenetischen Entwickelung sich verändern, ohne daß das spätere Stadium dadurch beträchtlich verändert wird.

3) Die Ontogenie ist die Entwickelungsgeschichte des Individuums und umfaßt alle Vorgänge von dem Beginn der Furchung bis zu der völligen Ausbildung des Körpers und der Erreichung der Geschlechtsreife. Die Phylogenie ist die

Die Beziehung zwischen der Keimentwickelung und der Stammentwickelung wird am klarsten durch das von Fritz Müller ausgesprochene und von Haeckel in folgender Weise formulirte biogenetische Grundgesetz ausgedrückt: „Die Keimentwickelung (Ontogenesis) ist eine gedrängte und abgekürzte Wiederholung der Stammentwickelung (Phylogenesis), und zwar ist diese Wiederholung um so vollständiger, je mehr durch beständige Vererbung die ursprüngliche Auszugsentwickelung (Palingenesis) beibehalten wird, und um so unvollständiger, je mehr durch wechselnde Anpassung die spätere Störungsentwickelung (Cenogenesis) eingeführt wird."

„Die secundären Abänderungen des ursprünglichen Bildungsganges sind von sehr verschiedener Art: Verschiebung der örtlichen und zeitlichen Verhältnisse in der Ausbildung der Organe (Heterotopien und Heterochronien); Zusammenziehung, Abkürzung und Ausfall einzelner Bildungsstufen (abgekürzte Recapitulation) u. s. w. Der ontogenetische Proceß erscheint infolgedessen bedeutend einfacher, kürzer und schneller als sein phylogenetisches Vorbild; er kann aber von letzterem sich auch dadurch noch weiter entfernen, daß im Laufe der Zeit neue Processe (Metamorphosen, Larvenreihen, Bildung von Embryonalhüllen, provisorischen Organen etc.) eingeschoben werden" (Haeckel)[1]).

Haeckel betonte auch, daß die verschiedene Menge des Nahrungsdotters sehr häufig cenogenetische Abänderungen zur Folge hat. In der That lassen sich viele Abänderungen aus der Zunahme des Dottergehaltes des Eies erklären. Wir haben schon oben gesehen (p. 18—26), daß die verschiedenen Arten der Furchung und der Gastrulation durch die verschiedene Menge und Verteilung des Dotters bedingt sind. — Auch manche der Abänderungen der Bildungsweise eines Organs, von welchen in einem früheren Abschnitt gesprochen wurde (p. 30—32), lassen sich als indirecte Folge des Dottergehaltes des Eies ansehen. Bei großen, sehr dotterhaltigen Eiern ist die compacte Anlage der Organe häufig, bei kleinen, dotterarmen Eiern die hohle Anlage.

Von besonderer Bedeutung sind die zeitlichen und die örtlichen Verschiebungen. Die ersteren, die Heterochronien, umfassen die verspätete und die verfrühte Anlage, welche beide häufig vorkommen. Insbesondere ist oft zu bemerken, daß ein Organ, welches im Laufe der phylogenetischen Entwickelung eine größere Bedeutung

---

Entwickelung der Art, giebt also an, wie die Tierspecies aus anderen meist ausgestorbenen, einfacher organisierten Arten im Laufe geologischer Zeiträume hervorgegangen ist (E. Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen 1866; E. Haeckel, Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen, 4. Aufl., Leipzig 1891). — Während das Wort Ontogenie die ganze Entwickelungsgeschichte des jungen Individuums bezeichnet bis zum Eintritt der Geschlechtsreife, ist Embryologie ein etwas engerer Begriff, da er nur die Entwickelung bis zum Ausschlüpfen oder bis zur Geburt umfaßt. Embryo bezeichnet ursprünglich das sich entwickelnde Tier innerhalb der Eischale (bis zum Ausschlüpfen aus der Eischale). Da es aber mehr von biologischen als morphologischen Verhältnissen abhängt, ob die Eischale früher oder später abgeworfen wird, und der Begriff daher in diesem Sinne für die morphologische Betrachtung wenig Wert hat, so verwendet man den Ausdruck Embryo für alle Entwickelungsstadien vom Beginn der Entwickelung bis zu der Zeit, wenn das sich entwickelnde Tier zum freien Leben (außerhalb der Eischale, Bruthöhle, Uterus oder dergleichen) befähigt ist. Dasselbe kann zu dieser Zeit entweder schon annähernd die definitive Organisation haben oder es kann eine Larve sein, welche noch eine Verwandlung (Metamorphose) durchmachen muß, um die definitive Form und Organisation zu erreichen.

1) E. Haeckel, Systematische Phylogenie, Berlin 1894, p. 8.

und eine höhere Organisationsstufe erreicht hat (wie z. B. das Auge der höheren Wirbeltiere, das Gehirn des Menschen), sehr frühzeitig angelegt wird und von Anfang an relativ groß ist; dasselbe gilt von solchen Organen, welchen in der Entwickelung selbst schon früh eine größere Aufgabe zufällt (wie z. B. dem Herzen und dem Blut der Amnioten). — Das frühzeitige Erscheinen einer Anlage wird oft als vorzeitige Sonderung bezeichnet (precocious segregation der englichen Autoren).

Auch örtliche Verschiebungen (Heterotopien) sind oft zu finden. — Es kann sogar in vereinzelten Fällen vorkommen, daß eine Organanlage von einem Keimblatt auf ein anderes verschoben wird (z. B. Blutanlagen der Amphibien vom Mesoderm auf das Entoderm). Das kann aber nur an einer solchen Stelle geschehen, wo die beiden Keimblätter zusammenhängen, so daß also in der phylogenetischen Entwickelung ein continuirlicher Uebergang von der einen Bildungsweise zur anderen möglich war.

Im Uebrigen ist es ausgeschlossen, daß ein Keimblatt Gewebe erzeuge, welche ihm nicht zukommen, z. B. daß das Ektoderm Knorpel oder Knochen hervorbringe. Einzelne Forscher haben derartige Vorgänge beschrieben, aber sie haben ihre Beobachtungen an so schwierigen und undeutlichen Objecten gemacht, daß Irrtümer leicht möglich sind. Es steht diesen vereinzelten Angaben die große Masse aller übrigen Beobachtungen entgegen, welche gezeigt haben, daß jedes Keimblatt seine specifischen Leistungen hat. Wenn bei den Wirbeltieren die Gastrulation beendet ist und die Keimblätter gebildet sind, so haben diese Keimblätter ganz getrennte Aufgaben in Bezug auf ihre Beteiligung an den Organen und die Bildung der Gewebe. Dieser Satz spricht die Lehre von der Specifität der Keimblätter aus, welche eines der wichtigsten allgemeinen Resultate der embryologischen Forschung ist.

II. CAPITEL.

Leptocardier (Amphioxus).

Die Reifung des Eies und die Befruchtung.

Die wichtigsten Publicationen sind diejenigen von VAN DER STRICHT (1895) und von SOBOTTA (1895—1897). Die betreffenden Schriften sind in dem am Ende des Capitels stehenden Litteraturverzeichnis angegeben.

Die Gonaden sind bei Amphioxus in großer Zahl vorhanden und liegen an der äußeren Wand der Peribranchialhöhle (Fig. 23); sie gleichen kleinen Säckchen, bei den Männchen mit Sperma, bei bei den Weibchen mit Eiern gefüllt. Sie entsprechen in der Lage den Metameren, und zwar entstehen 26 Gonadenpaare, entsprechend den Myomeren 10—35 inclusive; aber oft sind die ersten und die letzten wenig oder garnicht entwickelt. — Die Eier gelangen durch Zerreißung der Wand des Ovariums in die

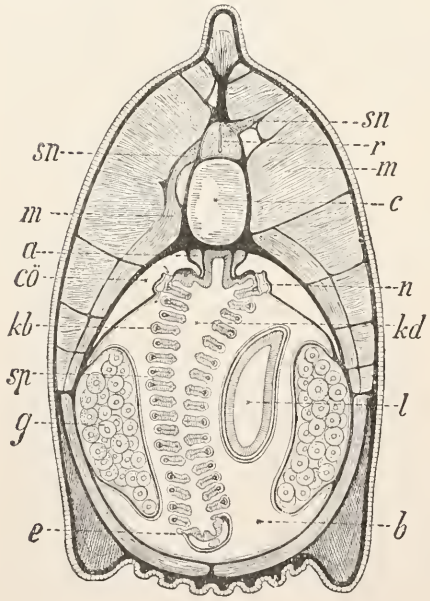


Fig. 23. Querschnitt durch die Kiemenregion des Amphioxus. *r* Rückenmark, *sn* abgehende Nerven, *m* Muskeln, *c* Chorda. *a* Aorta descendens (beiderseitig), *cö* Cölom (Leibeshöhle), *n* Nierenkanal, *kd* Kiemendarm, *kb* Kiemenbögen, *sp* Kiemenspalten, *g* Gonaden, *l* Leberschlauch, *b* Peribranchialraum, *e* Hypobranchialrinne (Endostyl). (Nach RAY LANKESTER u. BOVERI aus R. HERTWIG.)

Peribranchialhöhle, die Spermatozoen in ähnlicher Weise durch eine temporär zur Zeit der Reife sich bildende Oeffnung (LEGROS 1895).

Die Eier im Ovarium zeigen einen großen, hellen Kern mit relativ sehr großem Nucleolus. Die Eier erreichen eine Größe von 0,1 bis

0,13 mm[1]). Zur Zeit der Reife bilden die Eier noch im Ovarium den ersten Richtungskörper. Ungefähr gleichzeitig wird an der Oberfläche des Eies eine Membran sichtbar, dem Ei dicht aufliegend. Da diese Membran vom Ei ausgeschieden ist, kann sie Dotterhaut genannt werden. — Ehe die Eier aus dem Ovarium austreten, wird auch schon die zweite Richtungsspindel angelegt; diese hat anfangs eine tangentiale, dann eine radiäre Richtung (Fig. 24 I u. II). Zur Zeit der Bildung des zweiten Richtungskörpers werden die Eier aus dem Ovarium entleert. Sobald die Eier in das Meerwasser gekommen sind, bildet sich unter der vorhin genannten Membran eine zweite, festere Membran, und die aus diesen beiden Membranen gebildete Eihülle hebt sich sofort nach der Besamung des Eies von dem Ei ab (Fig. 24 I—III). Im Laufe der nächsten Stunden wird die Eihülle immer mehr ausgedehnt, so daß der Durchmesser der Eihülle ein Mehrfaches des Eidurchmessers beträgt[2]).

Das Laichen findet an warmen Tagen gegen Abend statt[3]). Die Eier werden stoßweise in Form weißer Wölkchen durch den Abdominalporus entleert. Die Männchen stoßen gleichzeitig in derselben Weise das Sperma aus. Die Spermatozoen verteilen sich im Wasser, und die Besamung der Eier findet alsbald nach ihrem Austritt statt. Die Eier werden von zahllosen Spermatozoen umgeben, welche radiär gegen die Eimembran gerichtet, an derselben festhaften und in dieselbe einzudringen suchen. Wenn ein Spermatozoon in das Ei gelangt ist, hebt sich alsbald die Eimembran von dem Ei ab, wodurch wahrscheinlich anderen Spermatozoen der Eintritt verwehrt wird[4]).

Das Spermatozoon tritt an beliebiger Stelle in das Ei ein, am häufigsten an demjenigen Pole, welcher dem Richtungskörperpole entgegengesetzt ist. — Der Kopf des Spermatozoons quillt im Eiplasma auf und wird ein unregelmäßig längliches Gebilde (Fig. 24 I). Aus diesem geht nachher der rundlich gestaltete männliche Kern hervor. (Fig. 24 III—IV).

Ungefähr $^1/_4$ Stunde nach der Besamung des Eies wird die Bildung des zweiten Richtungskörpers beendet (Fig. 24 II). Wenn derselbe abgeschnürt ist, geht aus den am inneren Pole der Richtungsspindel befindlichen Chromosomen der weibliche Vorkern hervor. — Zu dieser Zeit entsteht neben dem Spermakern ein von Dotterkörnchen freier Hof,

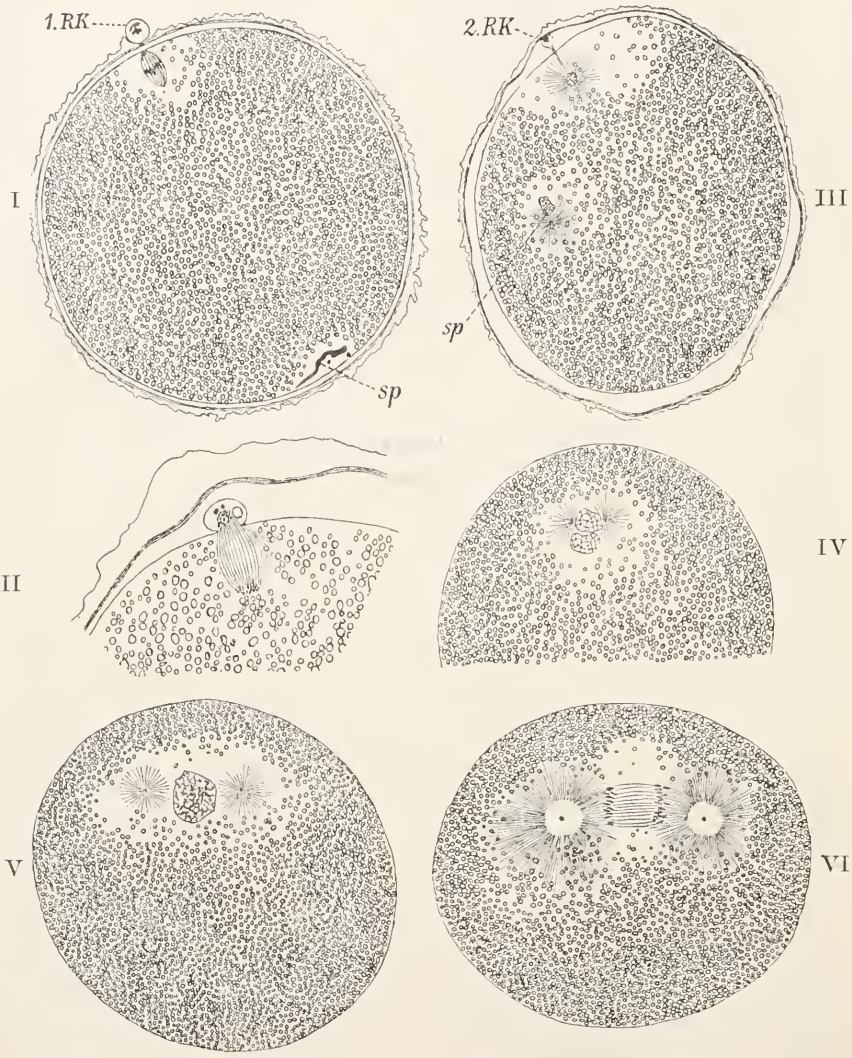
1) Das Ei des Amphioxus ist unter den Wirbeltieren eines der kleinsten. Ungefähr dieselbe Größe hat das Ei des Meerschweinchens, und noch kleiner ist das Ei der Maus (0,06 mm). „Mit dem dotterarmen und protoplasmareichen Ei der Säugetiere hat das Ei des Amphioxus absolut keine Aehnlichkeit. Dasselbe ist vielmehr außerordentlich dotterreich und ähnelt dem Ei der Amphibien und Petromyzonten, nur mit dem Unterschiede, daß nicht nur das Ei selbst, sondern auch Dotterbestandteile, Protoplasma, Kern sich in stark verkleinertem Maßstabe vorfinden“ (Sobotta). Die Dotterbestandteile sind kugelig und füllen den größten Teil des Eies aus (Fig. 24).

2) Es ist zu vermuten, daß der Zwischenraum zwischen dem Ei und der Membran in diesem wie in anderen Fällen dadurch sich vergrößert, daß er eine von dem Ei abgeschiedene Substanz enthält, welche durch Osmose Wasser anzieht.

3) In Messina beginnt die Laichperiode im April, in Neapel im Juni. — Wenn man zur Laichzeit die Tiere aus dem Sande heraussucht und sie wieder in etwas Wasser bringt, so entleeren sie die Geschlechtsprodukte meist schon nach $^1/_2$ Minute, spätestens nach 2—3 Minuten. Die Eier sind als feine weiße Punkte eben noch mit bloßem Auge zu erkennen. — 45—50 Minuten nach der Besamung des Eies ist die erste Furchungsspindel ausgebildet. Am folgenden Morgen ist schon das Gastrulastadium erreicht. Im Laufe des Tages findet dann die Bildung der Ursegmente und der Chorda statt.

4) Es kommt ausnahmsweise vor, daß mehrere Spermatozoen in ein Ei eindringen, doch folgen daraus stets abnorme Vorgänge.

und in demselben bemerkt man eine radiäre Strahlung, deren Centrum von einem punktförmigen Centrosom gebildet ist (Fig. 24 III) Das



Figg. 24 I—VI. Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. (Nach Sobotta 1897.) I Ei nach dem Eintritt des Spermatozoons (*sp*). Man bemerkt noch den 1. Richtungskörper (*1. Rk*), darunter im Ei die 2. Richtungsspindel. Die Eimembran ist ein wenig vom Ei abgehoben. II Bildung des 2. Richtungskörpers. Die Richtungsspindel ist im Diasterstadium. Man sieht die aus 2 Schichten bestehende Eimembran (Dotterhaut). III Der 2. Richtungskörper ist ausgetreten, der Spermakern nähert sich dem Eikern. IV Die beiden Vorkerne haben sich aneinandergelegt. V Dieselben sind verschmolzen (1. Furchungskern). VI Die 1. Furchungsspindel im Dyasterstadium.

Centrosom mit der Strahlung und der männliche Kern rücken in das Innere des Eies und nähern sich also dem weiblichen Kern; der

letztere kommt auch dem männlichen Kern entgegen, und die beiden Kerne treffen zusammen; sie haben unterdessen an Größe beträchtlich zugenommen und sind sich sehr ähnlich geworden (Fig. 24 IV), sie verschmelzen dann zum ersten Furchungskern (Fig. 24 V). — Während der gegenseitigen Annäherung der Kerne hat sich das Centrosoma des Spermakerns geteilt und es sind nun zwei Centrosomen mit zwei Strahlungen vorhanden (Fig. 24 IV u. V). Von den beiden Centrosomen aus breitet sich die Strahlung im Zellkörper weiter aus, der erste Furchungskern tritt in Mitose ein (Fig. 24 VI), und es folgt die Teilung der Zelle, die erste Furchungsteilung [1]).

Die Furchung bei Amphioxus.

Die wichtigste Publication ist diejenige von HATSCHEK (1882).

Demonstrationsmittel: Wandtafeln von LEUCKART und CHUN, No. 72; Wachsmodelle von FRIEDRICH ZIEGLER, Freiburg i. B., Serie 22.

Die Furchung des Amphioxus ist von großer Wichtigkeit, weil sie offenbar sehr ursprünglich ist; alle anderen Furchungsarten, welche man bei Wirbeltieren trifft, lassen sich von diesem Furchungs-

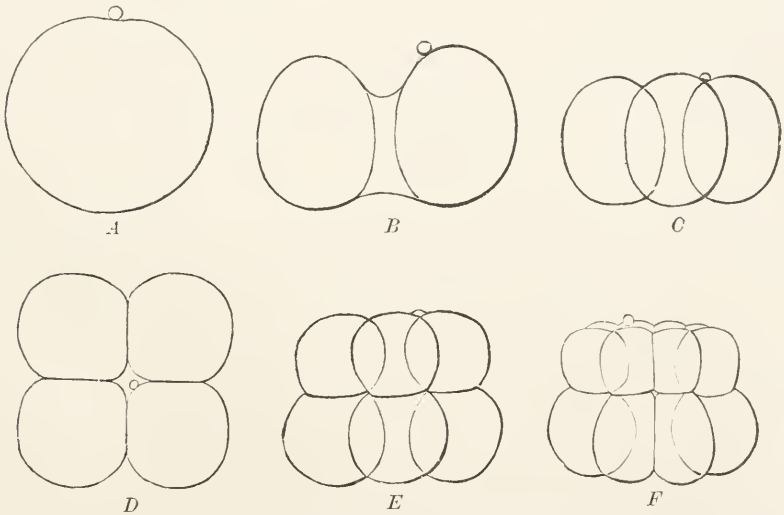


Fig. 25 *A*—*F*. Furchung von Amphioxus. (Nach HATSCHEK aus KORSCHELT-HEIDER.) *A* ungefurchtes Ei mit dem 2. Richtungskörper, *B* das Ei in Teilung begriffen, *C* 4-zelliges Stadium, *D* dasselbe von oben, *E* 8-zelliges, *F* 16-zelliges Stadium.

schema ableiten, und die Abänderungen, welche wir bei anderen Wirbeltieren finden, können durch das stufenweise reichlicher der Ei-

1) Während die Spindel ihre volle Ausbildung erhält, rückt sie nahezu in die Mitte des Eies, so daß bei der Teilung zwei gleichgroße Teilzellen entstehen. Wenn die Spindel zur Zeit der beginnenden Dyasterphase noch excentrisch liegt, „streben die Centrosomen der Spindelfigur nach den Centren der neuen Zellen, so daß die ganze Figur gekrümmt wird (Fig. 24 VI) und die Chromosomen der Dotterkerne nach der Mitte hingezogen werden" (SOBOTTA). Es findet also eine Bewegung und Einstellung der Spindel statt, wie sie auch bei den Eiern mancher wirbellosen Tiere beobachtet ist.

zelle eingelagerte Deutoplasma (Dotter) erklärt werden. Vielleicht stellt eine derartige Furchung, wie wir sie bei Amphioxus sehen, eine ganz primitive Entwickelungsweise für alle Metazoen dar, denn bei manchen niederen wirbellosen Tieren (z. B. bei der Hydroidmeduse Aequorea) findet man dieselbe wieder.

Die Furchung des Amphioxus ist total und adäqual (nahezu äqual). Die Spindel der ersten Teilung liegt horizontal, die erste Furche verläuft meridional und teilt das Ei in zwei gleiche Teile (Fig. 25 *B*). Die zweite Furche ist ebenfalls meridional, und ihre Ebene senkrecht zu derjenigen der ersten Furche, so daß 4 gleichgroße Blastomeren entstehen (Fig. 25 *C* u. *D*). Die Furchen der folgenden Teilung verlaufen äquatorial (richtiger gesagt latitudinal), so daß man 4 obere und 4 untere Zellen erhält; diese Teilung ist aber keine völlig äquale, sondern die 4 oberen Zellen sind etwas kleiner als die 4 unteren (Fig. 25 *E*). Sodann folgen wieder meridionale Furchen, so daß 8 obere und 8 untere Zellen entstehen [Fig. 25 *F*] [1]).

Die Furchen der nächsten Teilung verlaufen wieder horizontal, so daß im Stadium von 32 Zellen 4 Kränze von je 8 Zellen über einanderliegen. Wie schon im 8-zelligen Stadium die 4 unteren Zellen größer waren als die 4 oberen, so sind im Stadium der 32 Zellen die 8 am vegetativen Pol gelegenen bedeutend größer als alle übrigen, und nimmt die Größe der Zellen in den 3 nach oben folgenden Zellenkränzen successive ab. — Schon im 4-zelligen Stadium ist zwischen den 4 Zellen ein kleiner Hohlraum vorhanden (Fig. 25 *D*), und dasselbe gilt für das 8-zellige Stadium. Dieser von den Blastomeren umgebene Hohlraum ist die Furchungshöhle; sie erweitert sich während der folgenden Teilungen. Anfangs ist sie nach oben und nach unten offen, aber während der folgenden Teilungen schließen sich die Zellen zuerst über derselben und dann auch unter derselben zusammen, so daß die Blastomeren eine vollkommene Blase bilden; im Stadium der 32 Zellen ist die Furchungshöhle nach oben hin schon geschlossen, nach unten hin noch ein wenig geöffnet. —

Nach dem bisherigen Fortlauf der Furchung würde man erwarten, daß nach dem Stadium der 32 Zellen ein Stadium von 64 Zellen erzeugt werde, indem die 8 Zellen in jedem der 4 Zellenkränze durch verticale Furchen in 16 Zellen zerteilt werden. Jedoch erfolgt eine solche Teilung nur in den 3 oberen Zellenkränzen und unterbleibt in dem untersten. Es ist dies eine Folge des ganz allgemeingiltigen Gesetzes, daß die mehr Dotter enthaltenden Zellen sich langsamer teilen. Diese 8 untersten Zellen erleiden dann eine inäquale Teilung, so daß 8 kleine Zellen entstehen, welche den oberen Kränzen sich anschließen und ein Kranz von 8 großen unteren Zellen sich erhält. Dieser letztere bleibt längere Zeit bestehen, während die Zellen der oberen Kränze wie bisher von horizontalen und verticalen Teilungen betroffen werden (Fig. 26 *A* u. *B*).

Indem dann auch die großen Zellen des untersten Kranzes sich mehrfach teilen und die Zellen der oberen Kränze ihre Anordnung zu Kränzen aufgeben und sich enger zusammenschließen, entsteht die Blastula, wie sie Fig. 26 *C* zeigt. Die Zellen bilden ein einschich-

1) Bei der Beschreibung der Furchung betrachte ich immer die im befruchteten Ei vom animalen Pole zum vegetativen Pole gehende Axe als verticalstehend und den animalen Pol als den oberen.

tiges Epithel; am unteren Teile der kugeligen Blase sind größere Zellen, im übrigen Teil kleinere Zellen zu bemerken; jene größeren Zellen sind natürlich die Abkömmlinge der 8 großen Zellen, welche im 32-zelligen Stadium und noch in den nächstfolgenden Furchungsstadien am vegetativen Pol gelegen waren (Fig. 26 *A* u. *B*).

Bei der vorstehenden Beschreibung der Furchung des Amphioxus bin ich der Darstellung von Hatschek gefolgt. Die Beobachtungen von E. B. Wilson und von Samassa zeigen einige kleine Abweichungen; insbesondere geben diese Forscher an, daß man schon von einem frühen Furchungsstadium an die Lage der Medianebene des entstehenden Embryo erkennen könne; schon im 16-zelligen Stadium sei ein Teil der Zellen symmetrisch zur Medianebene angeordnet.

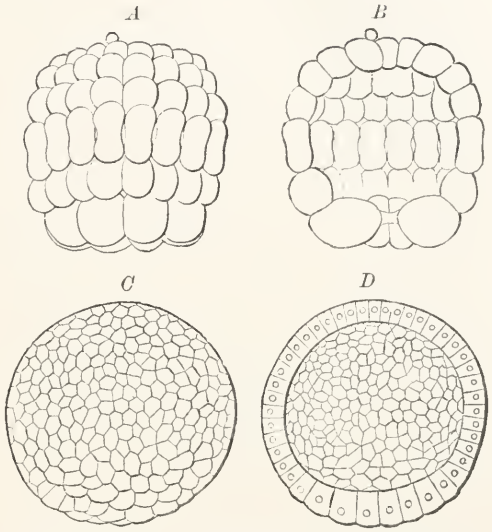


Fig. 26 *A*—*D*. Furchung von Amphioxus. (Nach Hatschek aus Korschelt-Heider.) *A* späteres Furchungsstadium, *B* dasselbe halbirt und von innen gesehen, *C* Blastula von außen, *D* dieselbe halbirt und von innen gesehen.

Es ist von Interesse, zu beachten, wie der Furchungsmodus des Amphioxus als die notwendige Folge gewisser für die Furchung aller Tiere gültigen Gesetze betrachtet werden kann. Diese Gesetze können in folgender Weise ausgedrückt werden:

1) Die Richtung, in welcher eine Zelle sich teilen wird (d. h. die Richtung, in welcher die Teilungsspindel sich einstellt), fällt zusammen mit dem größten Durchmesser der Zelle, oder wenn die Zelle dotterhaltig ist, mit der größten Dimension der Protoplasmamasse [1]). — Daraus läßt sich z. B. ableiten, daß die erste Teilung der befruchteten Eizelle eine horizontale sein muß, denn die Zelle ist kugelig und enthält in der unteren Hälfte mehr Deutoplasma als in der oberen, und ist folglich das Protoplasma in vertikaler Richtung weniger massig ausgedehnt als in horizontaler; ferner folgt aus demselben Princip, daß im 4-zelligen Stadium eine vertikale Teilung kommen muß, da die Zellen in diesem Stadium in vertikaler Richtung etwas langgestreckt sind (Fig. 25 *C*).

Die Kräfte, welche die gegenseitige Anordnung der Blastomeren bedingen, sind folgende; erstens das Abrundungsbestreben der Zellen,

1) O. Hertwig hat dieses Gesetz in folgender Weise formulirt: „Die Achse der Kernspindel steht in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzirung des sie umhüllenden protoplasmatischen Körpers und zwar so, daß sich die beiden Pole des Kerns in der Richtung der größten Protoplasmamassen einstellen; so kann z. B. in einer Kugel die central gelegene Spindel in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser; in einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche derselben in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

welches, wenn es allein wirkte, zu einer kugeligen Form der Zelle führen würde, und zweitens die Adhäsion der Blastomeren aneinander, welche bestrebt ist, die Zellen mit möglichst großer Berührungsfläche aneinanderzulegen und gegeneinander abzuplatten [1]). Durch die erste dieser beiden Kräfte ist es zu erklären, daß die Zellen des 4-zelligen und des 8-zelligen Stadiums eine Furchungshöhle zwischen sich lassen, wie ja auch 4 oder 8 in entsprechender Weise aneinandergelegte Kugeln einen ähnlichen Hohlraum ausschließen. Beim Uebergang zum 16-zelligen Stadium und überhaupt jedesmal, wenn die Zellen durch meridionale Furchen geteilt werden, muß eine Erweiterung der Furchungshöhle erfolgen, denn in jedem Blastomerenkranze nimmt dabei die Länge des Kranzes zu und nimmt außerdem die Dicke des Kranzes ab, so daß aus diesen beiden Gründen der (innere) Durchmesser des Kranzes wächst.

Bei Zellen, welche viel Dotter enthalten, ist das Abrundungsbestreben weniger stark; sie legen sich mit größerer Berührungsfläche aneinander und die zwischen ihnen auftretenden Trennungsfurchen sind schmäler. Diese Erscheinung ist zwar auch schon bei Amphioxus an den Blastomeren des untersten Kranzes einigermaßen bemerkbar, aber sie zeigt sich noch viel mehr, wenn man von der Furchung des Amphioxus zu den Furchungsarten der in höherem Grade dotterhaltigen Eier der anderen Vertebraten übergeht.

3) Wenn eine Zelle sich teilt, welche Dotter enthält, so kann der Dotter gleichmäßig oder ungleichmäßig auf die beiden entstehenden Zellen verteilt werden; im ersteren Falle sind die beiden Blastomeren von gleicher, in letzterem Falle von ungleicher Größe. Wenn der Dotter allseitig gleichmäßig in der Zelle angeordnet lag, so wird er gleichmäßig verteilt [2]), wenn der Dotter ein wenig einseitig in der Zelle angeordnet lag, wenn also z. B. die untere Hälfte der Zelle mehr Dotter enthielt als die obere, so wird der Dotter nur in dem Falle gleichmäßig auf die Teilstücke verteilt, wenn die Richtung der Teilungsspindel senkrecht steht auf der Achsenrichtung der polaren Dotterverteilung; wenn diese beiden Richtungen zusammenfallen oder einen spitzen Winkel miteinander bilden, so findet eine ungleichmäßige Verteilung des Dotters statt; diese kann soweit gehen, daß die eine Zelle fast allen Dotter, die andere fast nur Protoplasma enthält. — Aus diesem Princip erklärt es sich, daß bei der Furchung des Amphioxus bei allen horizontalen Teilungen (meridionalen Furchen) die Teilstücke gleich groß sind, während bei den vertikalen Teilungen (latitudinalen Furchen) die untere Zelle stets etwas größer ist als die obere; denn bekanntlich ist der Dotter in der Eizelle des Amphioxus

1) Das Abrundungsbestreben beruht zum Teil auf der Oberflächenspannung, zum Teil darauf, daß zwischen den Centrosomen und dem Kern einerseits und dem Protoplasma andererseits eine wechselseitige Anziehung besteht. Das Abrundungsbestreben der Zellen ist zu verschiedener Zeit ungleich stark; es ist am stärksten vor der Teilung der Zelle und läßt nach vollzogener Teilung bedeutend nach. Es folgt daraus, daß die Zellen sich vor der Teilung abrunden und mit kleineren Berührungsflächen zusammenhängen, während sie nach der Teilung sich mit größeren Flächen aneinanderlegen. — Das Bestreben der Furchungszellen, sich mit breiten Flächen zusammenzulegen, ist von Rauber (Morphol. Jahrb., 3. Bd.) „Segmentalattraction“ genannt worden. Roux nennt diesen Vorgang „Selbstabplattung der Zellen“ oder „Cytarme“ (Arch. f. Entwickelungsmech., 4. Bd., 1896).

2) Ich sehe hier ab von den bei wirbellosen Tieren häufig vorkommenden Fällen, in welchen man annehmen muß, daß die Centren von ungleicher Kraft sind (heterodynamische Teilung); in diesen Fällen können trotz gleichmäßiger Verteilung des Dotters doch ungleich große Teilzellen entstehen (H. E. Ziegler, Experimentelle Studien über die Zelltheilung, III. Furchung von Beroe. Arch. f. Entwickelungsmech., 7. Bd., 1898, S. 47).

und in den einzelnen Blastomeren in vertikaler Richtung ungleichmäßig verteilt.

4) Zellen, welche mehr Dotter enthalten, teilen sich langsamer [1]). Daraus erklärt sich, daß bei Amphioxus die Blastomeren desselben Zellenkranzes sich gleichzeitig teilen, daß aber in den aufeinanderfolgenden Zellenkränzen der Zeitpunkt der eintretenden Teilung sich verschiebt, und daß namentlich bei dem untersten Zellenkranz die Teilung zeitlich zurückbleibt. Daraus folgt weiter, daß die Zahl der Blastomeren nur eine Zeit lang der geometrischen Progression 2, 4, 8, 16, 32, 64 etc. entspricht.

Die Gastrula des Amphioxus.

Es kommen hauptsächlich die Arbeiten von Hatschek (1882) und Sobotta (1897 in Betracht.

Nachdem die Bildung der Blastula vollendet ist, erfolgt die Gastrulation. Fassen wir die Blastula, deren Entstehung schon oben besprochen wurde (Fig. 26), noch einmal ins Auge, so sehen wir am vegetativen Pol eine wohl unterscheidbare, ungefähr ein Drittel des Umfanges einnehmende Fläche von dunkleren Zellen, welche mehr Dotterkörnchen enthalten als die übrigen Zellen und daher die Zellkerne weniger deutlich durchschimmern lassen. Diese untere Fläche beginnt sich zunächst abzuflachen und sodann einzubuchten; die eingestülpte Schicht verdrängt die Furchungshöhle und legt sich allmählich der oberen, aus kleineren, helleren Zellen bestehenden Schicht an. Die äußere Schicht ist das Ektoderm, die innere das Entoderm. Die Entodermzellen haben während des Einstülpungsprocesses beträchtlich an Größe zugenommen [2]).

Die Gastrula hat anfangs die Gestalt einer niedrigen Mütze (Fig. 27 *B*); die Gastrulahöhle ist flach und weit geöffnet. Jetzt wird dieselbe tiefer und die Mündung verengt sich. Während dieses Vorganges wird die Form des Embryo immer deutlicher monosymmetrisch (bilateral), d. h. man kann Rückenseite und Bauchseite unterscheiden.

An der Dorsalseite der Larve bildet sich allmählich eine Abflachung aus (Fig. 27); die so entstehende Rückenfläche des Embryo ist der späteren Längsachse des jungen Amphioxus parallel; die Biegung, welche am Vorderende der Rückenfläche besteht, ist bei der weiteren Entwickelung als Vorderende der Larve zu bezeichnen. Man sieht bei Vergleichung der Fig. *C* mit *D*, daß die Rückenfläche successive länger wird; man erkennt ferner, daß die Richtung der Rückenfläche

1) Anders ausgedrückt lautet dieses Gesetz: Die Schnelligkeit der Furchung ist der Concentration des im Teilungsstück befindlichen Protoplasma proportional (Balfour, O. Hertwig).

2) Hatschek schreibt: „Wenn wir die Stadien von der Blastula bis zur zweischichtigen, mützenförmigen Gastrula mit einander vergleichen und namentlich die Zahl und die Größenverhältnisse berücksichtigen, so sehen wir, daß die untere Zellenschicht, das Entoderm, wirklich nur wenig mehr als dem Drittteil der Blastula entspricht; doch haben diese Zellen zugleich mit dem Schwinden der Furchungshöhle an Größe zugenommen. Es ist dies nur dadurch zu erklären, daß die Entodermzellen die in der Furchungshöhle befindliche Flüssigkeit zum Teil resorbirt haben. Schon durch die erste Vergrößerung der Entodermzellen, die eine mehr hochcylindrische Form annehmen, tritt die Abflachung des unteren Poles ein. Weiterhin wird durch Verringerung der Flüssigkeit in der Furchungshöhle, die wir einer Action der Entodermzellen zuschreiben, dieses flache Feld nach innen eingebuchtet, da es einer Einbuchtung geringeren Widerstand leistet als die convexe Wölbung der Ektodermzellen."

und also auch die Richtung der späteren Längsachse nicht genau mit der Längsachse der Blastula zusammenfällt, sondern einen spitzen Winkel mit derselben bildet.

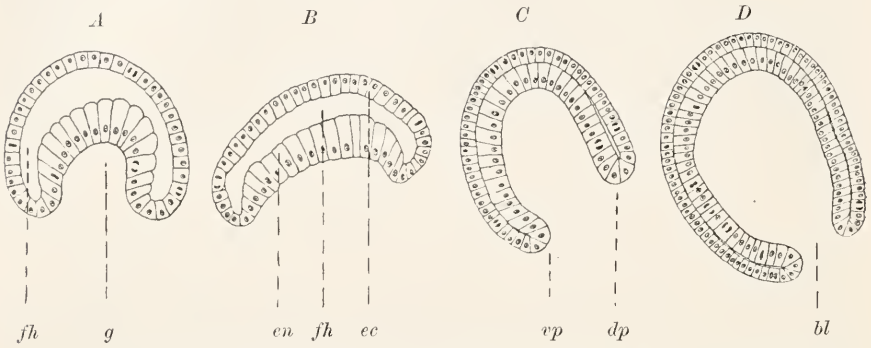


Fig. 27 *A—D*. Die Bildung der Gastrula bei Amphioxus. (Nach Sobotta.) Die Figuren stellen Medianschnitte dar; die Dorsalseite ist nach rechts gestellt. *bl* Blastoporus, *dp* dorsale Urmundlippe, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *fh* Furchungshöhle, *g* Gastralhöhle, *vp* ventrale Urmundlippe.

Es ist zu beachten, daß im Stadium der Gastrula eine überaus zarte Bewimperung des Ektoderms bemerkbar wird, durch welche der Embryo allmählich in langsam rotirende Bewegung versetzt wird; an jeder Zelle des Ektoderms entsteht eine Geißel. Die Bewegungsform, welche die Embryonen innerhalb der Eihüllen und später nach dem Verlassen der Eihüllen[1]) zeigen, ist folgende; sie schwimmen stets das vordere Körperende nach vorn gekehrt und zugleich um die Längsachse in der Richtung von rechts nach links rotirend[2]). Die Embryonen behalten diese Bewegung lange Zeit bei und geben sie erst auf, wenn der Körper eine sehr gestreckte, fischähnliche Form angenommen hat.

Die Gastrulation des Amphioxus ist von Kowalevsky (1867) zuerst beschrieben und dann von Hatschek (1882) genauer beobachtet worden; in neuerer Zeit haben sich wieder mehrere Forscher mit derselben beschäftigt und weichen ihre Angaben in Einzelheiten von einander ab. Ich muß auf einige von den Streitpunkten eingehen.

Hatschek fand an der ventralen Blastoporuslippe median zwei besonders große Entodermzellen, welche sich vom Gastrulastadium an bis in ziemlich späte Stadien erhalten und als Polzellen des Mesoderms aufgefaßt werden (Fig. 13, 30). Da dieselben immer an der ventralen Lippe verbleiben, so ist daraus zu schließen, daß an dem ventralen Blastoporusrande während der Gastrulation keine Verschiebungen von Zellen, insbesondere keine Einstülpung von seiten des Ektoderms stattfindet. Aber diese zwei großen Entodermzellen sind von den neueren Forschern (Lwoff,

1) Das Verlassen der Eihülle findet in der Regel in dem Stadium mit 2 Ursegmenten (Fig. 30) statt.

2) Eine ähnliche spiralige Bewegung kann man auch bei vielen mittels Cilien sich bewegenden Larven wirbelloser Tiere (Spongien, Cölenteraten, Würmer, Echinodermen) beobachten, und zwar sowohl bei monaxonen als auch bei monosymmetrischen (bilateralen) Larven.

E. B. Wilson, Klaatsch, Sobotta u. A.) nicht wiedergefunden worden und scheinen also kein regelmäßiges Vorkommnis zu sein.

Was die Bildung des Entoderms betrifft, so ist Lwoff (1891—1894) der Ansicht, daß die relativ großen Zellen am unteren Pol der Blastula nicht das ganze Entoderm bilden, sondern daß dieselben bei der Einstülpung nur den ventralen Teil des Entoderms darstellen, während an der dorsalen Lippe eine Einwucherung der Zellen der äußeren Schicht stattfindet; Lwoff drückt dies in der Weise aus, daß der dorsale Teil des Entoderms der Gastrula vom Ektoderm herstamme: er leitet folglich auch die aus dem dorsalen Entoderm entstehenden Anlagen der Chorda und des Mesoderms aus dem Ektoderm ab. Diese Auffassung (welche offenbar auf der Uebertragung der Verhältnisse bei manchen höheren Wirbeltieren beruht) hat bei den neueren Autoren (Klaatsch, Sobotta, Samassa) keine Zustimmung gefunden. Es wird bestritten, daß an der dorsalen Blastoporuslippe eine Einstülpung stattfindet, wie sie Lwoff beschrieben hat. Selbst wenn eine Einwucherung bestände [1]), dürfte man die eingestülpte Schicht nicht als Ektoderm bezeichnen, da die Benennungen Ektoderm und Entoderm sich auf das Gastrulastadium beziehen und erst nach beendeter Gastrulation angewendet werden sollten.

Manche Autoren (O. Hertwig u. A.) haben geglaubt bei der Verengerung des Blastoporus des Amphioxus eine Nahtbildung annehmen zu dürfen, und haben versucht, die Concrescenztheorie [2]) auf den Amphioxus anzuwenden. Aber die neueren Autoren (Klaatsch, Sobotta, Garbowski; Lwoff, Morgan and Hazen) erklären ausdrücklich, daß der Blastoporus stets eine kreisförmige oder ovale Contur hat, und daß von einer Nahtbildung keine Spur zu bemerken ist; Samassa giebt an, daß der Blastoporus die Form eines länglichen Schlitzes annehme, welcher aber nicht, wie es die Concrescenztheorie verlangte, in der Längsrichtung, sondern in querer Richtung (senkrecht zur Längsachse) gestellt ist.

Experimente betreffend die Entwickelung getrennter Blastomeren. Edmund B. Wilson (1892 u. 1893) hat bei Amphioxus verschiedene Versuche gemacht, welche die Entwickelung aus getrennten Blastomeren betreffen. Wenn man durch Schütteln die beiden Blastomeren des 2-zelligen Stadiums trennt, so furcht sich jede derselben wie bei der normalen Furchung und erzeugt eine Gastrula von normaler Form und halber Größe, welche sich dann zu einer normal gebauten Larve weiter entwickelt. Unvollständige Trennung der beiden ersten Blastomeren führt zur Bildung mehr oder weniger verwachsener Zwillinge, welche aber meist nicht über einen Tag am Leben bleiben. — Trennung der Blastomeren im Vierzellenstadium giebt ähnliche Resultate, doch entwickeln sich die Embryonen nicht viel über das Gastrulastadium hinaus. Bei vollständiger Trennung erhält man 4 normal gebaute Gastrulae von Viertelsgröße; wenn je 2 Zellen beisammen bleiben, giebt jedes Zellenpaar einen normalen Embryo von halber Größe; bei unvollständiger Trennung der 4 Blastomeren können 2 oder 3 oder 4 zusammenhängende Gastrulae entstehen. — Trennung der Blastomeren im Achtzellenstadium führt nicht zur Bildung von Gastrulae; isolierte Zellen des oberen oder unteren

1) Morgan and Hazen (1900) bestätigen die Beobachtungen von Lwoff insofern, als die Entodermzellen an der Dorsalseite der Gastrula durch ihren geringen Dottergehalt den Ektodermzellen gleichen.

2) Nach der Concrescenztheorie entsteht der Körper der Wirbeltiere aus der Verwachsung zweier seitlicher Hälften. Genaueres über diese Theorie wird in den Capiteln Selachier, Teleosteer und Amphibien berichtet.

Blastomerenkranzes bringen ebene oder gebogene Zellplatten oder geschlossene Blastulae (von Achtelgröße) hervor.

T. H. Morgan (1896) hat diese Resultate von Wilson bestätigt. Er beobachtete ferner, daß die aus einem Blastomer des Zweizellenstadiums gezogenen Larven im Ektoderm und im Darm nur $^2/_3$ der normalen Zellenzahl enthalten, aber im Rückenmark und in der Chorda die volle normale Zellenzahl. Morgan zog auch Larven aus isolirten Blastomeren des Vierzellenstadiums: diese Larven besaßen die halbe Zahl der Zellen der normalen Larve, aber in der Chorda und im Rückenmark die normale Zellenzahl.

Das Medullarrohr des Amphioxus.

Verfolgen wir jetzt die Bildung des Medullarrohres. Die Abflachung der Rückenfläche, welche wir bei der Beschreibung der Gastrula erwähnten, leitet dieselbe ein. Dann tritt in dem Ektoderm der Dorsalfläche eine Trennung ein, indem eine mittlere Platte, die Medullarplatte, sich von dem seitlich anstoßenden Ektoderm abgrenzt (Fig. 28 *A*); darauf schiebt sich das seitliche Ektoderm über die Medullarplatte medianwärts vor[1]). Indem die vordringenden Ränder in der Medianebene sich vereinigen, wird die Medullarplatte von dem Ektoderm verdeckt (Fig. 28 *B*). Diese ersten auf die Bildung des

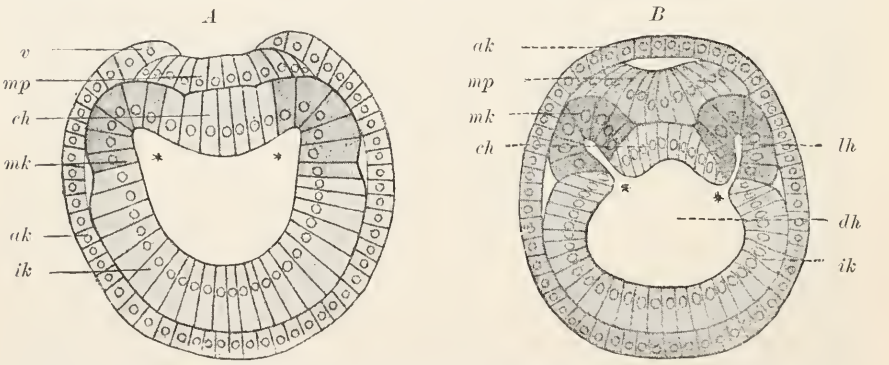


Fig. 28. *A* Querschnitt durch einen Amphioxusembryo mit der Anlage des ersten Ursegmentes. (Nach Hatschek aus O. Hertwig's Lehrbuch.)

B Querschnitt durch einen Embryo mit 5 Ursegmenten. Schnitt durch das erste Ursegment. (Nach Hatschek aus O. Hertwig's Lehrbuch.) *ak* Ektoderm, *v* vorwachsender Rand desselben, *ik* Entoderm, *ch* Chordaanlage, *dh* Urdarmhöhle, *mk* Ursegment, *mp* Medullarplatte, *lh* Ursegmenthöhle. Bei * Verbindung derselben mit der Urdarmhöhle.

Medullarrohres bezüglichen Vorgänge schreiten von hinten nach vorn vor, so daß weiter vorn liegende Querschnitte späterer Stadien dieselben Bilder geben, wie weiter hinter liegende Querschnitte jüngerer Stadien;

1) Die mechanische Ursache dieser Erscheinung ist nicht allein die zu dieser Zeit eintretende Verlängerung und Durchmesserverkürzung der Larve, sondern hauptsächlich ein energisches Wachstum des Ektoderms; während der Ueberwachsung der Medullarplatte nimmt die Menge der Dotterkörnchen in den Ektodermzellen sehr ab, und darf man daraus auf eine hohe Lebensthätigkeit dieser Zellen schließen. In der Medullarplatte verbleiben die Dotterkörnchen, da sich dieselbe zu dieser Zeit passiv verhält.

z. B. stellt Fig. 28 *B* einen Querschnitt durch das erste Ursegment eines Embryo mit 5 Ursegmenten dar, und ein etwas weiter vorn liegender Schnitt desselben Embryo würde die Medullarplatte offen liegend zeigen, wie der Schnitt Fig. 28 *A*, welcher bei einem Embryo mit einem Ursegment durch das 1. Ursegment geht.

Nachdem die Medullarplatte überwachsen ist, beginnen ihre Ränder aufwärts vorzudringen, und die Mitte sinkt ein (Fig. 28 *B*): es entsteht auf der Medullarplatte die Medullarrinne [1]). Die beiden aufsteigenden Ränder der Medullarplatte biegen sich oben zusammen, und so bildet die Medullarplatte ein Rohr, das Medullarrohr (Fig. 29). Dieser Verschluß des Medullarrohres erfolgt nicht von hinten her, sondern er beginnt in der Gegend des 1. Ursegmentes und schreitet von da nach hinten und nach vorn weiter; diese Thatsache ist deswegen von besonderer Wichtigkeit, weil bei allen Wirbeltieren der Verschluß des Medullarrohres sich zuerst in der Gegend der ersten Ursegmente bildet.

Wenn man die Entstehung des Medullarrohres bei Amphioxus mit demselben Vorgang bei anderen Wirbeltieren (z. B. den Amphibien) vergleicht, so sieht man, daß die beiden Processe, welche bei Amphioxus nach einander auftreten, nämlich die Ueberwachsung der Medullarplatte und die Einkrümmung der Medullarplatte, bei den anderen Wirbeltieren gemeinsam ablaufen: dort erhebt sich der seitliche Rand der Medullarplatte und bleibt dabei mit dem anstoßenden Ektoderm im Zusammenhang, so daß das Medullarrohr und das darübergehende Ektoderm gleichzeitig zum Schluß kommen. Die Bildung der Medullarwülste, welche man bei den anderen Wirbeltieren beobachtet, ist also bei Amphioxus in zwei Vorgänge zerlegt, in die Ueberwachsung der Medullarplatte und in die Einkrümmung derselben.

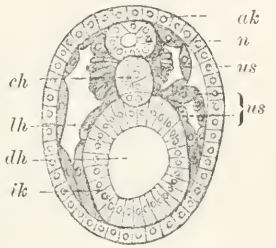


Fig. 29. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxusembryo mit 11 Ursegmenten. *n* Medullarrohr, *ak* Ektoderm, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *ik* Entoderm, *lh* Ursegmenthöhle *mk* Mesoderm, *us* Ursegment. (Nach Hatschek.)

Aber merkwürdig und wichtig ist die Thatsache, daß bei der Bildung des Medullarrohres der Blastoporus überdeckt und an das Medullarrohr angeschlossen wird. Dies geschieht in folgender Weise: wenn das Ektoderm von den Seiten her die Medullarplatte überwächst, so beginnt dieser Vorgang am Blastoporus; es wird also der Blastoporus vom Ektoderm überbrückt (Fig. 30). Der Blastoporus ist zu dieser Zeit ziemlich verengt, und die ventrale Blastoporuslippe der Dorsalseite genähert.

Wenn die Medullarplatte sich rinnenförmig gestaltet und sich zu einem Rohre zusammenbiegt, steht die Höhlung des Medullarrohres über die hintere Blastoporuslippe hinweg mit der Gastralhöhle in Verbindung (Fig. 30). Bei dem Schluß des Medullarrohres gewinnt

1) Soweit die Medullarplatte überdeckt ist, hebt sich das überdeckende Ektoderm von derselben ab, so daß ein Hohlraum über der Medullarplatte entsteht; die mechanische Erklärung dieser Erscheinung liegt offenbar darin, daß das Ektoderm infolge seines Wachstums auf dem Querschnitt der Kreisform sich zu nähern bestrebt ist. Gleichzeitig beginnt die mediane Einsenkung der Medullarplatte; diese hängt vielleicht damit zusammen, daß die Seitenteile der Medullarplatte durch die Mesodermfalten in die Höhe getrieben werden (Fig. 28 *B*).

die obere Wand dieses Rohres Anschluß an das Entoderm der ventralen Blastoporuslippe. Man gelangt also vom Gastralrohr aus durch einen aufwärtssteigenden Kanal in das Medullarrohr; es ist dies der für die Morphologie der Wirbeltiere so bedeutungsvolle Canalis neurentericus.

Diese Verbindung des Darmrohres und des Medullarrohres bleibt einige Zeit be-

Fig. 30.

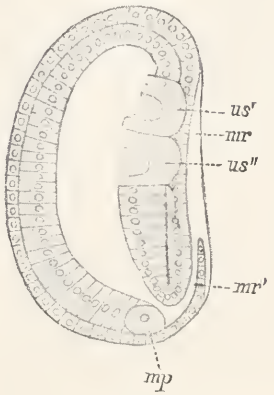


Fig. 30. Embryo von Amphioxus mit 2 Paar Ursegmenten zur Zeit des Beginnes der Medullarrohrbildung. (Nach Hatschek aus Korschelt und Heider.) *mr* Medullarrinne, *mr'* überwachsener Teil derselben, *us* Ursegmente, *mp* Mesodermpolzellen.

Fig. 31 *I*. Embryo von Amphioxus mit 5 Ursegmenten. (Nach Hatschek aus O. Hertwig's Lehrbuch.) *nc* Canalis neurentericus, *dh* Darmhöhle, *ik* Entoderm, *mk* Mesodermfalten, *n* Medullarrohr, *us* Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle.

Fig. 31 *II*. Derselbe Embryo im optischen Frontalschnitt.

Fig. 31 *I*.

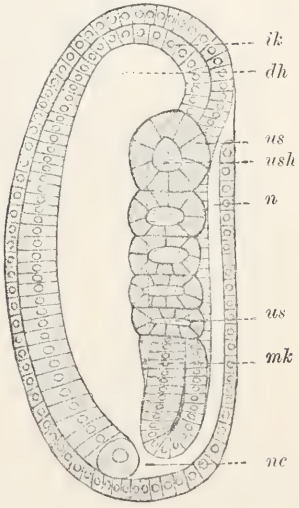
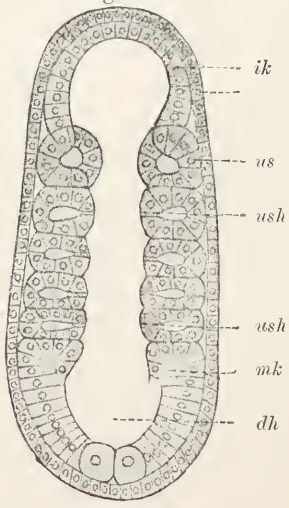


Fig. 31 *II*.



stehen; wenn der Embryo aber eine langgestreckte, fischähnliche Gestalt angenommen hat, wird der Kanal an seinem unteren Ende verschlossen, und es entsteht direct unter der Verschlußstelle die Afteröffnung (Fig. 35). Der Canalis neurentericus erscheint dann als eine ventralwärts umbiegende Fortsetzung des Medullarrohres. Er erhält sich noch lange und schwindet auf eine nicht bekannte Weise, wenn der Embryo der Gestalt des ausgebildeten Amphioxus sich nähert.

Das Medullarrohr — oder wie man es auch nennt, das Neuralrohr — ist gemäß seiner Entstehung am Vorderende geöffnet; diese Oeffnung bleibt lange bestehen und heißt der vordere Neuroporus. Im Medullarrohr befindet sich ein Flimmerepithel, welches die in demselben enthaltene Flüssigkeit in Bewegung setzt; es ist folglich die Möglichkeit vorhanden, daß Flüssigkeit durch den vorderen Neuroporus

und das Medullarrohr in die Gastralhöhle eingeführt oder ausgeführt wird; da die Cilien nach hinten gerichtet sind, kann man vermuten, daß die Bewegung der Flüssigkeit in der Richtung von außen nach innen geht[1]).

Schon bei seiner Entstehung wird das Medullarrohr nicht in der ganzen Länge gleichmäßig angelegt; in der Region des ersten Ursegmentes ist die Medullarplatte etwas massiger als weiter hinten: während der Schließung des Medullarrohres und weiterhin streckt sich der Körper des Embryo in die Länge und wird infolgedessen das Medullarrohr verdünnt; jedoch betrifft diese Verdünnung den vorderen Teil des Medullarrohres (bis zum zweiten Ursegment) viel weniger als den folgenden Teil; infolgedessen zeigt das Medullarrohr am Vorderende des Körpers (namentlich von der Vorderhälfte des ersten Ursegments an) eine unverkennbare Anschwellung; man kann diesen vorderen Teil des Medullarrohres als Gehirn bezeichnen. Nach Hatschek lassen sich an demselben die wesentlichen Abschnitte des Wirbeltiergehirnes erkennen; der vorderste Teil zeigt eine blasige Erweiterung des Centralkanals und kann als Vorderhirn bezeichnet werden, ein zweiter Abschnitt, welcher nur einen engen Centralkanal besitzt, ent-

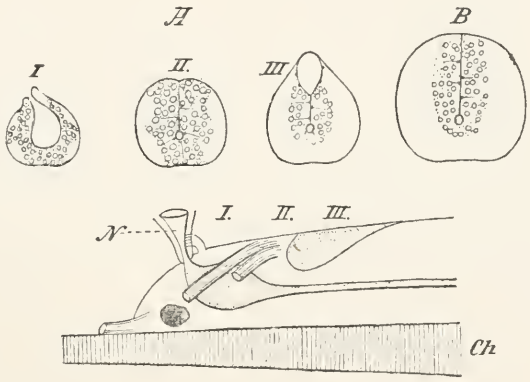


Fig. 32 *A I–III.* Querschnitte durch das Gehirn eines jungen Amphioxus. (Nach Hatschek.) *I* durch das Vorderhirn, *II* durch das Mittelhirn, *III* durch das Hinterhirn (Fossa rhomboidalis). *B* Querschnitt durch das verlängerte Mark. *C* Gehirn eines jungen Amphioxus. (Nach Hatschek.) *ch* Chorda, *n* Flimmergrube (an ihrer hinteren Wand der N. olfactorius), *I, II, III* die 3 primären Ventrikel (schematisch).

1) Darauf kann man folgende phylogenetische Ueberlegung gründen. Zur Zeit als der Blastoporus der Mund war, stellte die Medullarplatte eine Flimmerrinne dar, welche zu dem Munde führte, ähnlich dem Flimmerstreifen, welcher an der Ventralseite der Trochophora von Anneliden und Mollusken verläuft. Die Ernährung fand also in der Weise statt, daß feine Nahrungsteilchen durch die Flimmerung der Medullarplatte in den Blastoporus geführt wurden. Als dann die Medullarplatte rinnenförmig wurde und an ihrem hinteren Teile vom Ektoderm überdeckt war, ging der Wasserstrom durch den vorderen Neuroporus ein und gelangte durch den Canalis neurentericus in den eigentlichen Darmkanal. Aus diesem mußte das Wasser durch periodische Umkehrung der Strömungsbewegung wieder ausgeleert werden oder durch die Körperwandung hindurchdiffundiren. Das eine wie das andere war ein unvorteilhafter Umstand, welcher behoben wurde, indem an dem eigentlichen Darm andere Oeffnungen entstanden, der After, die Kiemenspalten und der Mund. Vielleicht ist der After die älteste dieser Oeffnungen und hatte ursprünglich nur die Function, das durch den Neuralkanal einströmende Wasser periodisch aus dem Darmkanal abzulassen. Als dann der Mund und die Kiemenspalten entstanden, war die Nahrungszufuhr durch den Neuralkanal nicht mehr nötig und folgte die Obliteration des Canalis neurentericus. Nachdem der Neuralkanal seine Verbindung mit dem Darm verloren hatte, hatte vielleicht das Epithel des Centralkanals noch lange Zeit die Function eines Sinnesepithels, bis im weiteren Gange der Stammesentwickelung auch der Verschluß des vorderen Neuroporus erfolgte.

spricht dem Mittelhirn, ein dritter Teil mit einer dorsalen Erweiterung des Centralkanals (Fossa rhomboidalis) dem Hinterhirn (Fig. 32).

An der Stelle, wo der vordere Neuroporus mündet, bildet sich eine trichterförmige Einsenkung des Ektoderms, welche Flimmergrube oder nach ihrer vermutlichen Function Riechgrube genannt wird. Der vordere Neuroporus, welcher sich in der Tiefe dieser Grube befindet, erhält sich bei jungen Tieren einige Zeit, wird aber dann verschlossen [1]). — Die Flimmergrube liegt nicht median, sondern auf der linken Seite, da sich median der dorsale Flossensaum entwickelt.

In dem Medullarrohr erscheint in der Gegend des 5. Ursegments ein schwarzer Pigmentfleck. Bald darauf tritt am vorderen Teil des Gehirns ein großer Pigmentfleck auf, welcher das Auge darstellt (Fig. 32 u. 36). Allmählich entstehen im Medullarrohr zahlreiche kleine Pigmentflecken, welche (nach den Untersuchungen von Hesse) den Bau von Augen haben.

Das Mesoderm des Amphioxus.

Die wichtigste Publication ist diejenige von Hatschek, 1882.

Demonstrationsmittel: Wachsmodelle von Friedrich Ziegler, Freiburg i. B., Serie 22.

Die Bildung der Mesodermstreifen findet in folgender Weise statt. Während der Rücken sich abflacht und die Medullarplatte sich einsenkt, wird das Entoderm längs der Mittellinie herabgedrückt und es entstehen seitlich 2 Längsfalten des Entoderms, die Mesodermfalten (Fig. 28 *A*). Das Entoderm der Mesodermfalten setzt sich allmählich schärfer von dem medianen Teil des Entoderms ab; erst wird die Abgrenzung nur durch eine an der Oberfläche des Entoderms entstehende Furche oder Rinne angedeutet (Fig. 28 *A*) und späterhin macht sie sich auch in der Stellung der Zellen bemerkbar (Fig. 28 *B*), indem das Epithel der Mesodermfalte nicht mehr continuirlich in das Entoderm übergeht. Die Mesodermfalten nehmen an Tiefe zu und grenzen sich durch eine Einknickung gegen das seitlich anstoßende Darmentoderm ab (Fig. 28 *B*). — Die Mesodermfalten des Amphioxus entsprechen den Mesodermstreifen der übrigen Wirbeltiere.

Schon sehr frühzeitig tritt an den Mesodermfalten die Segmentirung auf, durch welche sie in die einzelnen Ursegmente zerlegt werden; es bilden sich nämlich Querfalten, welche in der Richtung von oben nach unten vordringen und den Hohlraum der Mesodermfalten in eine Reihe aufeinanderfolgender Divertikel abteilen [2]). Gemäß dieser Bildungsweise der Ursegmente hängt der Hohlraum jedes Segments anfangs mit dem Darmlumen zusammen (Fig. 28 *B*); diese Verbindung wird bald unterbrochen und schnüren sich die Ursegmente vom Darm ab (Fig. 33). Man sieht in Fig. 30 einen Embryo mit 2 Ursegmenten, im Stadium der Fig. 31 sind 5 Ursegmente vorhanden. Hinter den

1) Ich lasse mich nicht auf die Frage ein, ob die Flimmergrube der Hypophyse oder der Nasengrube höherer Wirbeltiere entspricht. Die in dieser Beziehung aufgestellten Ansichten sind noch nicht genügend begründet. Selbst die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen sind nicht sicher festgestellt und die Berichte der Autoren gehen auseinander. Wir werden unten noch eine andere Ableitung der Riechgrube kennen lernen (p. 66).

2) Die Ausbildung der Mesodermstreifen und die Bildung dieser Querfalten sind offenbar durch Wachstumsvorgänge im Entoderm veranlaßt. Man wird die Querfaltung als Folge eines in der Längsrichtung der Mesodermstreifen wirksamen Druckes ansehen dürfen.

Ursegmenten folgt der ungegliederte Teil der Mesodermstreifen. Hier bewahren die Mesodermstreifen einige Zeit den Charakter der Mesodermfalten, deren rinnenartiger Hohlraum nach dem Darmlumen geöffnet ist; aber in einem späteren Stadium, wenn 14 Ursegmente gebildet sind, schnüren sich die Mesodermstreifen auch hier vom Darmkanal ab. — Am hinteren Teil der Mesodermstreifen werden noch lange Zeit neue Ursegmente gebildet, bis die volle Zahl der Segmente erreicht ist, welche bei Amphioxus lanceolatus ungefähr 61 beträgt.

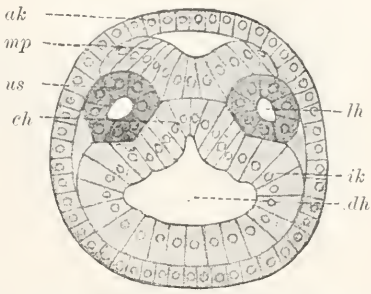


Fig. 33. Querschnitt durch einen Amphioxusembryo nach der Abschnürung der ersten Ursegmente. (Nach Hatschek.) *ak* Ektoderm, *ch* Chordaanlage, *dh* Darmhöhle, *ek* Entoderm, *lh* Ursegmenthöhle, *us* Ursegment, *mp* Medullarplatte.

Im Vergleich zu anderen Wirbeltieren beginnt bei Amphioxus die Ursegmentbildung sehr früh, sozusagen vorzeitig. Während bei anderen Wirbeltieren erst nach deutlicher Sonderung der Mesodermstreifen die Gliederung derselben beginnt, werden die Mesodermfalten des Amphioxus schon in Segmente zerlegt, wenn sie noch ganz unvollständig vom Entoderm gesondert sind und ihre Bildung noch nicht bis zu dem hinteren Teile der Gastralhöhle vorgeschritten ist.

Nach der oben gegebenen Darstellung, welche sich an die Untersuchungen von Hatschek anschließt, stammen die Höhlen der Ursegmente direkt von der Darmhöhle ab, da die Ursegmente als Divertikel der Gastralhöhle entstanden sind. Nach Lwoff aber verschwindet das Lumen der Ursegmente bald nach der Bildung derselben, indem die Zellen der Ursegmente sich vermehren und die mediale und laterale Wand sich aneinanderlegen; nach Lwoff bilden sich dann neue Ursegmenthöhlen durch Auseinanderweichen der Zellen.

Die Bildung der Ursegmente durch Divertikelbildung ist von großer theoretischer Wichtigkeit, da man diese Bildungsweise als ursprünglich ansieht. Jedoch läßt sich auch die Ansicht begründen, daß die Mesodermstreifen der Wirbeltiere ursprünglich als compacte Zellstreifen entstanden, und daß der Hohlraum der Ursegmente in der Stammesentwickelung nicht von der Gastralhöhle sich ableitete. Wenn man sich auf diesen Standpunkt stellt, muß man die Divertikelbildung bei Amphioxus für einen cänogenetischen Vorgang halten, welcher durch die rasche Entwickelung der Larve, die relative Zellenarmut derselben und die vorzeitige Anlage der Ursegmente bedingt ist. Ich habe diese Streitfrage schon früher berührt (p. 26 u. 27).

Das erste Ursegment treibt einen nach vorn gehenden Fortsatz, wie dies an Fig. 34 zu erkennen ist; dieser wächst bis in die Spitze hinein und durchsetzt also den vorderen Teil des Körpers, in welchem kein Mesoderm sich anlegte. Dieser Fortsatz wird neuerdings von Hatschek als das Rudiment eines vordersten Ursegments aufgefaßt.

In Fig. 34 bemerkt man, daß die Ursegmente nicht mehr geradlinig von der Rückenseite zur Bauchseite laufen, sondern daß der ventrale Abschnitt derselben schwach nach hinten gekrümmt ist. Dadurch wird die Knickung der Ursegmente eingeleitet, welche bei

Amphioxus wie bei allen anderen Wirbeltieren auftritt und dahin führt, daß jedes Ursegment auf der Höhe der Chorda einen nach vorn vorspringenden Winkel bildet, von dessen Spitze aus der obere Teil schief nach hinten oben, der untere nach hinten unten geht (Fig. 34).

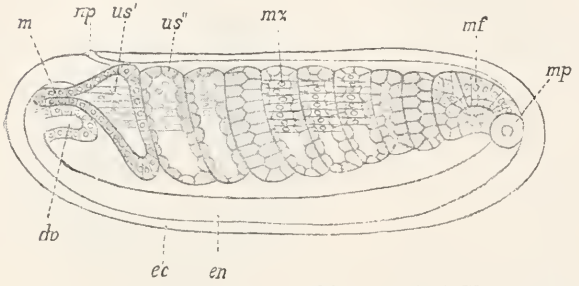


Fig. 34. Embryo von Amphioxus mit 9 Ursegmenten. (Nach HATSCHEK aus KORSCHELT und HEIDER.) *dv* vorderes Entodermdivertikel, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *m* Kopfteil des Mesoderms, *mf* ungegliederte Mesodermfalten, *mp* HATSCHEK's Polzellen des Mesoderms. *mx* Muskelbildungszellen (im 5.—7. Segment scharf gezeichnet), *np* vorderer Neuroporus, *us'* 1., *us''* 2. Ursegment.

Die Ursegmente dehnen sich in der Art aus, daß sie den Darm umfassen. Dabei wird ihre Wand verdünnt und ausgedehnt[1]). Diejenigen Zellen der Ursegmente, welche an der Chorda anliegen, verflachen sich nicht wie die übrigen, sondern erfahren eine Umwandlung in Muskelzellen, ein Vorgang, auf welchen wir später (p. 67) zurückkommen.

In den ventralen Teilen der Ursegmente werden die Trennungswände der Segmente rückgebildet und es entsteht also jederseits eine unsegmentierte Höhle, die Peritonealhöhle (Leibeshöhle, Cölom). Von der weiteren Differenciation der Ursegmente wird unten gesprochen werden (p. 67—71) — Es besteht ein Unterschied in der Bildung der Ursegmente zwischen Amphioxus und den übrigen Wirbeltieren auch insofern, als bei ersterem die Mesodermstreifen ganz in Ursegmente zerfallen, so daß die Peritonealhöhle durch Zusammenfließen der ventralen Teile der Ursegmente gebildet wird, während bei den übrigen Wirbeltieren nur der obere oder mediale Teil der Mesodermstreifen in Ursegmente zerlegt wird und der untere oder laterale Teil, welcher die Seitenplatten bildet, unsegmentirt bleibt. Es ist wahrscheinlich, daß Amphioxus in dieser Hinsicht den primitiveren Zustand zeigt.

Die Chorda des Amphioxus.

Die Bildung der Chorda findet in folgender Weise statt. Die Chorda entsteht aus dem Entoderm, und zwar aus dem mittleren Streifen desselben, welcher an der dorsalen Darmwand zwischen den beiden Mesodermfalten befindlich ist. Zur Zeit der Bildung der ersten Ursegmente ist dieser Teil des Entoderms im Bereich der Ursegmente zu einer flachen Rinne zusammengekrümmt, deren Concavität dem Darmlumen zugekehrt ist (Fig. 28 *B*). In den folgenden Stadien schreitet die Bildung dieser Rinne nach hinten fort, und gleichzeitig wird die Rinne im Bereich der Ursegmente vertieft und es entsteht die Chordafalte (Fig. 33). Das Lumen der Rinne wird dabei zu einem engen

1) Währenddessen werden alle Dotterkörnchen aus den Zellen der Ursegmente aufgebraucht; eine Verminderung der Dotterkörnchen und die damit zusammenhängende Aufhellung der Zellen war schon zu der Zeit bemerkbar, als sich die Mesodermstreifen vom Entoderm sonderten.

Spalt, und schließlich stoßen die Zellen der rechten und der linken Hälfte der Falte zusammen. Soweit die Chordafalte geschlossen ist, wird sie in den Chordastrang umgewandelt. Die Zellen, welche von beiden Seiten zusammentrafen, wachsen zwischen einander hinein; es geht dadurch der Charakter einer geschlossenen Falte verloren und die Chordaanlage hat nun das Aussehen einer mehrschichtigen dorsalen Verdickung des Entoderms. Die Chorda grenzt sich nun allmählich von den benachbarten Entodermzellen ab, und zwar so, daß sie selbst noch an der Begrenzung des Darmlumens teilnimmt. Erst in den Stadien mit 9 und 10 Ursegmenten wird die Chorda successive von der Begrenzung des Darms ausgeschlossen (Fig. 29), indem die Entodermzellen unter der Chorda von beiden Seiten medianwärts vorrücken und sich vereinigen [1]).

Die Bildung der Chorda geht von der Region der ersten Ursegmente aus und schreitet nicht nur nach hinten, sondern auch nach vorn weiter. Nach hinten geht die Bildung der Chordafalte bis zum hinteren Ende des dorsalen Entoderms, und der Chordaspalt mündet dann unmittelbar in den Canalis neurentericus; ist die Abschnürung vollzogen, so reicht demnach die Chorda bis zu dem Canalis neurentericus. Im vordersten Teil des Körpers schreitet der Vorgang der Chordabildung langsamer weiter. Aber auch hier geht die Chordabildung soweit nach vorn, als das Entoderm reicht. Im Stadium von 9 Ursegmenten ist am Vorderende des Körpers noch die offene Chordafalte zu sehen, welche sich aber dann bald verschließt.

Schließlich will ich über die Differenzirung der Chorda noch Folgendes bemerken. In dem Chordastrang ordnen sich die Zellen so an, daß auf dem Querschnitt nur 3 oder 4 übereinanderliegende Zellen zu sehen sind. Indem Vacuolen in den Zellen auftreten, nimmt dann der Chordastrang eine blasige Structur an. Bei dem ausgewachsenen Tier besteht die Chorda aus hintereinanderliegenden Platten von der Form des Chordaquerschnitts (Goodsir, Hatschek, Joseph); die Platten sind aus Fasern zusammengesetzt, welche größtenteils von einer Seite zur anderen gehen; zwischen den Platten findet man Zellen mit großen Kernen zerstreut, während kleinkernige Zellen oben und unten an den Chordaplatten einen niedrigen Streifen bilden (Müllersches Gewebe). Nach einer Angabe von Hatschek werden die Zwischenräume zwischen den Platten durch die erwähnten Vacuolen gebildet. Eine vollkommene Klarheit über die Histogenese der Chorda habe ich aus den Darstellungen der Autoren nicht erhalten können.

Die entodermalen Organe und die Organe am Mund.

Die wichtigsten Publicationen sind diejenigen von Hatschek (1882) und von Willey (1890—1894). — Demonstrationsmittel: Wandtafeln von Leuckart und Chun, No. 72.

Die Mundöffnung entsteht an der linken Seite des Körpers in der Region des ersten Segments. Zuerst bildet sich eine scheibenförmige Verdickung des Ektoderms, an welche das Entoderm sich an-

1) Es wird nicht der ganze Streifen des dorsalen Entoderms, welcher zwischen den Ursegmenten liegt, zur Bildung der Chorda verbraucht, sondern nur der größte Teil desselben; es bleibt jederseits ein kleiner Streifen erhalten, welcher an der Darmwand teilnimmt. Man kann dies nur durch genaue Beobachtung feststellen, weil im größten Teil des Körpers die Spalte des Ursegmentes sich jederseits früher schließt als die Chordafalte und daher zur Zeit des Schlusses der Chordafalte dieser kleine Teil des dorsalen Entoderms schon mit dem seitlichen Entoderm sich verbunden hat.

legt, worauf eine Durchbrechung erfolgt. Es geschieht dies zu der Zeit, wenn 14 Ursegmente gebildet sind.

Zu derselben Zeit wird in der ventralen Region des zweiten Körpersegments die erste Kiemenspalte gebildet; es geschieht dies in der Weise, daß eine Ausbuchtung des Entoderms an das Ektoderm anstößt und darauf die Durchbrechung stattfindet. Nach der Entstehung des Mundes und der ersten Kiemenspalte folgt die Bildung des Afters, welcher nach der linken Seite hin durchbricht. Unmittelbar hinter dem After wird zur gleichen Zeit die Verbindung zwischen dem Canalis neurentericus und dem Darme aufgehoben.

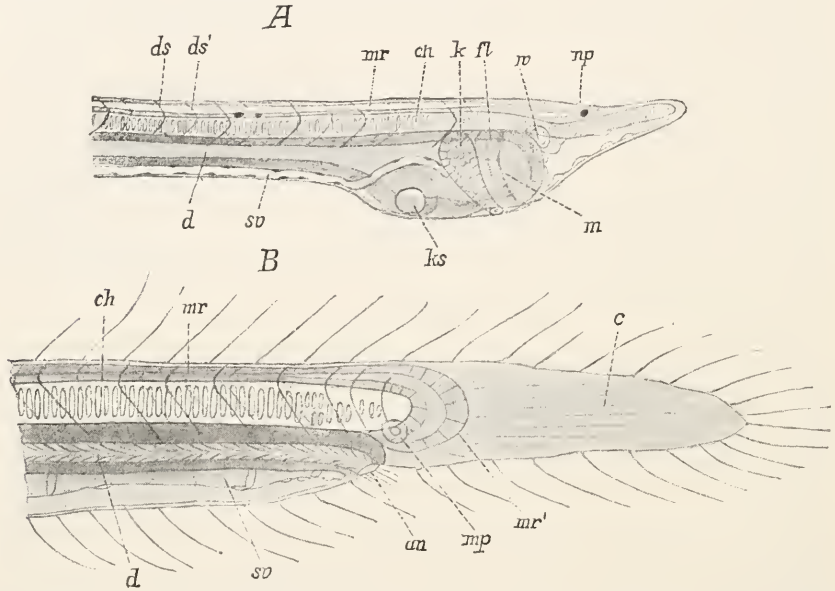


Fig. 35. Vorderende und Hinterende einer Amphioxuslarve, bei welcher der Mund *(m)*, die 1. Kiemenspalte *(ks)* und der After *(an)* entstanden sind. (Nach Hatschek aus Korschelt und Heider.) *A* Vorderende von der rechten Seite gesehen. *B* Hinterende von der linken Seite gesehen. *c* larvale Schwanzflosse, *ch* Chorda, *d* Darmkanal, *ds* Dissepimente (Grenzen der Ursegmente), *fl* Flimmerstreifen (Endostylanlage), *k* kolbenförmige Drüse, *mr* Medullarrohr, *mr'* Rest des Canalis neurentericus, *np* vorderer Neuroporus, *sv* Subintestinalvene, *w* Wimperorgan.

Wenn die Larve dieses Entwickelungsstadium erreicht hat, schwimmt sie nicht mehr an der Oberfläche des Meeres, sondern lebt in tieferen Wasserschichten, ohne aber auf den Grund zu gehen; sie besitzt noch die Bewimperung des Ektoderms, aber sie bewegt sich auch schon häufig durch Muskelcontraction.

Die ersten Kiemenspalten bilden sich auf der rechten Seite der Larve. In ähnlicher Weise wie die erste Kiemenspalte gebildet wurde, entstehen dahinter noch mehrere; über der ersten Reihe von Kiemenspalten wird eine zweite Reihe angelegt, welche noch mehr rechts liegt als die erste (Fig. 36). Nachher findet eine Verschiebung beider Reihen nach links statt, so daß die erste Reihe zur linken Reihe, die zweite zur rechten Reihe wird. In entsprechender Weise verschiebt sich die Flimmerrinne (Endostyl), welche sich zwischen den beiden Reihen der Kiemenspalten befindet (vergl. p. 66); bei der Ver-

schiebung kommt sie in die Medianebene zu liegen (Fig. 36 u. 37). — An jedem Kiemenloch entsteht eine vorspringende Zunge (Fig. 37), welche allmählich vorwachsend die Oeffnung in 2 Teile teilt (Zungenbalken, secundärer Kiemenbogen).

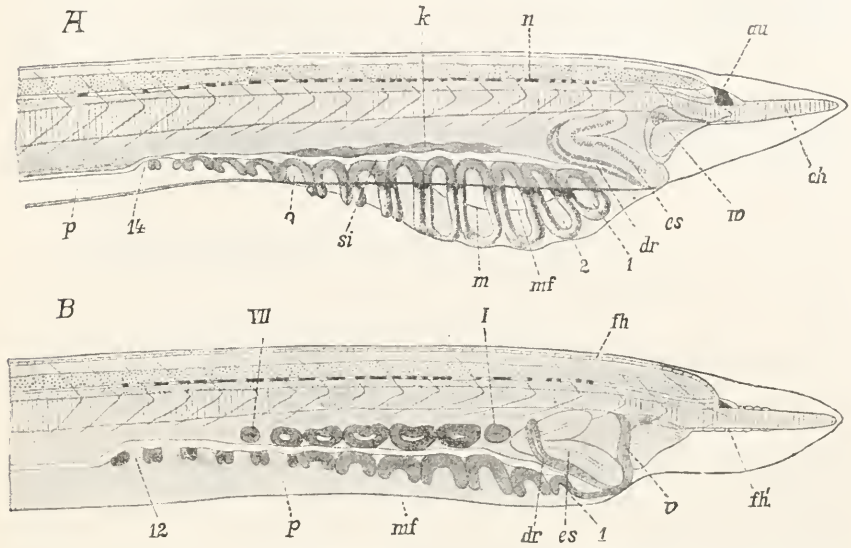


Fig. 36 *A* u. *B*. Amphioxuslarven mit 12—14 Kiemenspalten der linken Seite, (jetzt noch rechts gelegen, und den Anlagen der Kiemenspalten der rechten Seite. *k* Anlage der Kiemenspalten der rechten Seite, *I—VII* Kiemenspalten der rechten Seite, *au* Augenfleck, *ch* Chorda, *dr* kolbenförmige Drüse, *es* Endostylanlage, *m* Mundrand, *mf* Rand der rechten Metapleuralfalte, *n* Medullarrohr, *p* Peribranchialraum, *s* ventrales Gefäß, *w* Wimperorgan (Räderorgan), *v* Velum. (Nach Willey.)

Im Anschluß an die Entwickelung der Kiemen mag diejenige der Peribranchialhöhle besprochen werden, welche eine ektodermale Bildung ist.

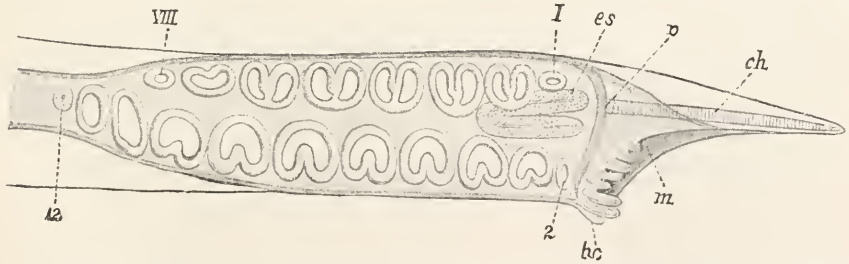


Fig. 37. Amphioxuslarve, bei welcher sich die linke Reihe von Kiemenspalten schon von rechts nach links verschoben hat. Ansicht von unten. (Nach Willey aus Korschelt und Heider.) 2—12 linke Reihe, *I—VIII* rechte Reihe der Kiemenspalten. *m* Mund, *bc* Buccalcirren, *ch* Chorda, *es* Flimmerstreifen (Endostyl), *v* Velum.

Die Peribranchialhöhle wird durch 2 Falten angelegt, die Seitenfalten oder Metapleuralfalten. Dieselben befinden sich anfangs

im größten Teil ihres Verlaufes nahe an der ventralen Medianlinie und biegen sich am Kiementeil der Larve nach rechts, um die Kiemenanlagen zwischen sich zu fassen (Fig. 38 *A*). An der Innenseite der Metapleuralfalten entstehen vorspringende Leisten (die Subatrialleisten), welche von beiden Seiten gegeneinander wachsen und sich vereinigen; sie überdecken also die Rinne, welche zwischen den Metapleuralfalten gelegen ist (Fig. 38 *B*), und der durch sie abgeschlossene Raum ist die

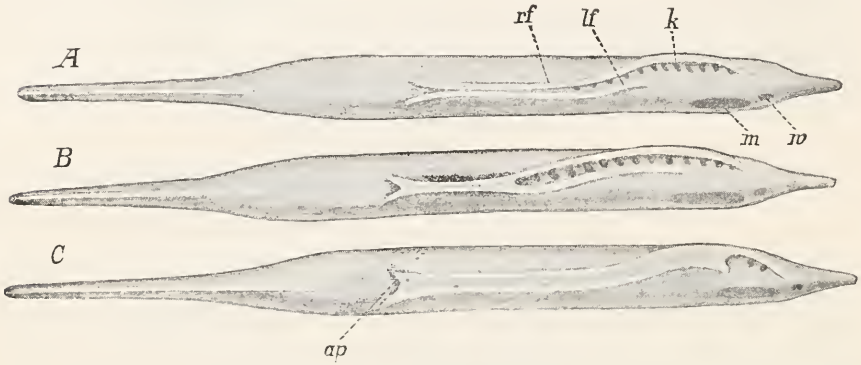


Fig. 38. 3 Larvenstadien von Amphioxus von der Ventralseite gesehen, die Bildung der Peribranchialhöhle zeigend. (Nach Ray Lankester und Willey aus Korschelt und Heider.) *A* Die beiden Metapleuralfalten sind erschienen, *B* dieselben sind hinter der Kiemenregion verbunden, *C* dieselben sind auch unter der Kiemenregion verbunden; *ap* Atrioporus, *k* Kiemenspalten, *lf* linke Metapleuralfalte, *rf* rechte Metapleuralfalte, *m* Mund, *w* Wimperorgan (Räderorgan).

Peribranchialhöhle. Dieselbe ist anfangs ein ziemlich schmaler Kanal, aber sie erweitert sich und wächst zwischen dem Kiemendarm und der Körperwand aufwärts, so daß sie den Darm nicht nur ventral, sondern auch lateral umgiebt. An ihrem Hinterende bleibt die Peribranchialhöhle offen, und diese Mündung ist der Atrioporus. Die Metapleuralfalten erhalten sich zeitlebens und bilden bei dem aus-

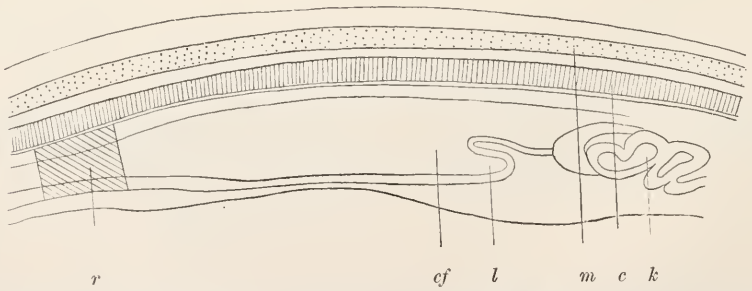


Fig. 39. Leberanlage bei Amphioxus. (Nach Hammar.) *c* Chorda, *k* Kiemendarm, *l* Leberbucht, *cf* Ort der einspringenden Leberfalten, *m* Medullarrohr, *r* ein Darmteil mit verdicktem Epithel.

gewachsenen Amphioxus 2 Leisten, welche sich an den Seitenrändern der Bauchfläche hinziehen (Fig. 47). Im Innern besitzt die Metapleuralfalte einen Hohlraum, die Metapleuralhöhle oder Seitenfaltenhöhle (nach

Hatschek Oberfaltenhöhle). Nach Ray Lankester und Willey ist dieselbe ein Lymphsinus, gehört also nicht der secundären Leibeshöhle (Cölom), sondern der primären Leibeshöhle (Pseudocöl, Protocöl) zu.

Kehren wir nun zum Darmkanal zurück und betrachten die Entwickelung der Leber. Eine kleine Strecke hinter dem Ende des Kiemendarmes bemerkt man eine ventrale Ausstülpung des Darmes (Fig. 39). Aus dieser geht der blindsackartige Leberschlauch hervor, teils durch eigenes Wachstum, teils indem eindringende Falten einen Teil des Darmlumens abschnüren, welcher zur Verlängerung des Leberschlauches dient (Hammar 1898).

Am Kopfe der Larve entstehen mehrere Organe, deren morphologische Bedeutung noch ganz fraglich ist: die vorderen Entodermsäckchen, die kolbenförmige Drüse, der Flimmerstreifen (Endostyl), und das Räderorgan. Auch über die Bildungsweise dieser Organe gehen die Angaben der Forscher auseinander.

Nach den Beobachtungen von Hatschek entsteht im Stadium der Larve mit 7 Ursegmenten jederseits am vordersten Teile des Urdarmes vor dem ersten Ursegment eine Ausstülpung des Entoderms, welche sich vom Darmcanal abschnürt und ein geschlossenes Säckchen bildet (Fig. 34 *dv*). Die beiden Entodermsäckchen schlagen sehr verschiedene Entwickelungswege ein. Das rechte Säckchen dehnt sich bedeutend aus, wobei sich seine Wandung verdünnt; es füllt unter der Chorda den Raum aus von dem Vorderende des Darmkanals bis zur Schnauzenspitze. Das linke Säckchen bleibt klein und erhält eine Oeffnung nach außen, welche auf der linken Körperseite vor dem Mund gelegen ist. Es scheint ein Sinnesorgan zu sein, da sich ein Nerv dazu ausbildet. Aus dem Endabschnitt desselben geht das sog. Räderorgan hervor (Fig. 36), welches beim ausgebildeten Tier an der Mundhöhle gelegen ist und in dieselbe sich öffnet.

Van Wijhe faßt diese Organanlagen anders auf; er sagt, daß der vorderste Darmteil in 2 Säckchen zerfällt, von welchen das rechte geschlossen bleibt und dem ersten Kopfsomit der Selachier entsprechen kann, während das linke eine Oeffnung nach außen erhält, welche van Wijhe als den ursprünglichen Mund des Amphioxus ansieht.

Legros beschreibt die Vorgänge in folgender Weise: der vorderste Teil des Urdarmes bildet ein unpaares Divertikel, welches sich abschnürt und sich unter der Chorda ausdehnt; dieses Säckchen (das rechte Entodermsäckchen von Hatschek) geht später spurlos zu Grunde[1]). Das linke Entodermsäckchen von Hatschek entspricht einer ektodermalen Organanlage, welche Legros die präorale Grube nennt.

Auf der linken Seite vor der Mundöffnung entsteht nämlich eine Ektodermverdickung, welche sich aushöhlt und eine Grube bildet (präorale Grube). Dieselbe teilt sich in zwei Teile, einen dorsalen und einen ventralen. Der letztere bildet das Räderorgan (welches schon oben erwähnt wurde, da Hatschek dasselbe von dem linken Entodermsäckchen ableitete). Der dorsale Teil der präoralen Grube teilt sich in

1) Auch nach Mac Bride wird ein unpaares Divertikel abgeschnürt und bildet die Kopfhöhle. Mac Bride versuchte die Gliederung des Mesoderms bei Amphioxus mit der Gliederung des Balanoglossus in Beziehung zu setzen. Er homologisirt die Kopfhöhle des Amphioxus mit der Proboscishöhle, das 1. Ursegment mit der Kragenhöhle und die übrigen Segmente mit der Rumpfhöhle des Balanoglossus. Ich kann diese Auffassung, welche mir ganz hypothetisch erscheint, hier nicht eingehender berücksichtigen.

die schon früher beschriebene Flimmergrube (Hatschek'sche Grube, Riechgrube) und in ein Organ, welches von Hatschek als Nephridium bezeichnet wurde und neuerdings als Hypophyse angesehen wird. Der dorsale Teil der präoralen Grube bildet nämlich einen kurzen Fortsatz, welcher neben der Chorda sich aufwärts vorschiebt und eine Mündung nach außen erhält; dies ist die Flimmergrube oder Riechgrube [1]). Ferner erzeugt er einen langen Fortsatz, welcher längs der Chorda nach hinten geht und eine Mündung in den Pharynx bekommt (dies ist das sog. Nephridium, oder die sog. Hypophyse). Es besteht also eine Zeit lang eine Verbindung von der Flimmergrube zum Pharynx, und man hat daran phylogenetische Spekulationen geknüpft, insbesondere hat Legros die Flimmergrube der Nase und die Hypophyse dem Nasenkanal der Petromyzonten verglichen, während van Wijhe und Kupffer die Flimmergrube für den ursprünglichen Mund halten. Die Verbindung des Hypophysenkanals mit dem Pharynx bleibt zeitlebens erhalten, aber die Verbindung mit der Flimmergrube wird später unterbrochen.

Eine kurze Strecke hinter dem Entodermsäckchen bildet sich an der Ventralseite des Darmkanals eine Falte, welche von rechts nach links hinüberzieht. Dieselbe schnürt sich von dem Darme ab und bildet die sog. kolbenförmige Drüse (Fig. 35 u. 36); das links gelegene Ende derselben erhält eine Mündung nach außen; der rechts gelegene Teil hat anfangs eine kolbenförmige Gestalt, wird aber später röhrenartig und gewinnt Verbindung mit dem Darmlumen (Willey). Die Bedeutung dieses Organes ist zweifelhaft.

Unmittelbar vor der kolbenförmigen Drüse entsteht ein ziemlich breiter Streifen verdickten Epithels, auf welchem eine Flimmerrinne verläuft; derselbe liegt auf der rechten Körperseite und knickt sich in spitzem Winkel (Fig. 35 u. 36). Später verschiebt er sich in der Weise, daß er eine mediane Lage erhält (Fig. 37). Nach Willey entspricht dieser Flimmerstreifen dem Endostyl der Tunicaten.

Es ist nun noch die Entstehung der Mundhöhle, des Stomodäums zu besprechen. Denn die Mundöffnung, von welcher oben die Rede war, entspricht der Uebergangsstelle von der Mundhöhle zur Kiemenhöhle, also der Stelle, an welcher das Velum entsteht. Die Mundhöhle bildet sich durch eine große Einsenkung, welche ursprünglich auf der linken Seite entsteht (Fig. 35) und sich später medianwärts verschiebt. An der Bildung des Randes der Mundhöhle beteiligen sich die Metapleuralfalten; wenigstens bildet der vorderste Teil der rechten Metapleuralfalte vorwachsend den rechtseitigen Rand der Mundhöhle; der linkseitige Rand wird durch eine selbständig entstehende Falte angelegt. Durch das Einsinken der großen Mundhöhle wird das Räderorgan in dieselbe hineingezogen und mündet also später in der Mundhöhle. — Am Rand der Mundhöhle wachsen später die Cirren hervor (Fig. 37).

Es ist eine merkwürdige Thatsache, daß die Organanlagen am vorderen Teil der Amphioxuslarve in so asymmetrischer Weise ent-

1) Von der Flimmergrube oder Riechgrube ist schon bei dem Medullarrohr die Rede gewesen (p. 58). Zur der Flimmergrube geht ein unpaarer Nerv, welcher von Langerhans endeckt wurde (Fig. 32), er begiebt sich an die hintere Wand der Grube, welche dort besonders reich an Sinneszellen ist. Die Grube wird als Riechgrube, der Nerv als Riechnerv angesehen. Die vordere Oeffnung des Medullarrohres, (der vordere Neuroporus) kommt in die Tiefe der Flimmergrube zu liegen; die Oeffnung erhält sich bis nach der Zeit der Metamorphose; bei jungen Amphioxus findet man sie noch offen, bei größeren geschlossen.

stehen, wie wir gesehen haben; der Mund tritt auf der linken Seite auf, die Kiemenspalten und der Endostyl auf der rechten. Es ist anzunehmen, daß diese Asymmetrie eine Anpassung ist und keine phylogenetische Bedeutung hat. Es muß daher erwähnt werden, daß die Amphioxuslarven, wenn sie die schwimmende Lebensweise aufgeben und am Grunde liegen, sich auf die rechte Seite zu legen pflegen (Willey), so daß also der Mund nach oben sieht und die Kiemenspalten nach unten. Später, wenn die Larve in der Verwandlung vorschreitet und sich in der Form dem erwachsenen Tier nähert, nimmt sie auch die Lebensweise des erwachsenen Tieres an und bohrt sich in den Sand ein. Dann liegt zu einer asymmetrischer Gestaltung kein Grund mehr vor und die Asymmetrie verschwindet.

Die mesodermalen Organe des Amphioxus.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Sonderung der Anlagen, welche in den Ursegmenten enthalten sind. Jedes Ursegment zerfällt in zwei Teile, in einen oberen Abschnitt, das Myotom und einen unteren Abschnitt, die Seitenplatten. An den Myotomen bleibt die Segmentierung erhalten, aber im Bereich der Seitenplatten fließen die einzelnen Segmente zusammen, und so entsteht jederseits ein einheitlicher Hohlraum, die Peritonealhöhle (Splanchnocöl, Cölom). Die rechte und die linke Peritonealhöhle treten durch den Schwund des ventralen Mesenteriums unter dem Darm miteinander in Verbindung. Von den Seitenplatten legt sich das äußere Blatt (Somatopleura) der Haut an, das innere Blatt (Splanchopleura) umschließt den Darm und die großen Gefäße, nämlich unter dem Darm die Subintestinalvene, über dem Darm in dem dorsalen Mesenterium die Aorta[1]) (Fig. 41 u. 42).

Fig. 40 *A*. Fig. 40 *B*.

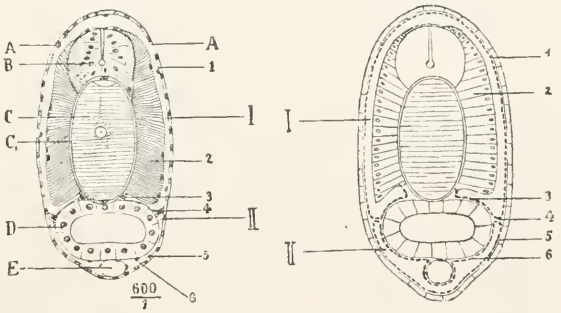


Fig. 40 *A*. Querschnitt aus der Körpermitte einer Amphioxuslarve mit 5 Kiemenspalten. (Nach Hatschek aus Korschelt u. Heider.)

Fig. 40 *B*. Schema desselben Schnittes.

A Epidermis, *B* Medullarrohr, *C* Chorda, C_1 Chordascheide, *D* Darmepithel, *E* Subintestinalvene, *I* Myocöl, *II* Splanchnocöl, *1* Cutisblatt, *2* Muskelblatt, *3* Skeletogenes Blatt, *4* Grenzzelle des Myotoms, *5* Somatopleura, *6* Splanchnopleura.

Wie zwischen den Seitenplatten, so besteht auch zwischen den beiden Blättern des Myotoms eine Höhle (Myotomhöhle), welche freilich nur schmal und spaltartig ist. Das äußere Blatt legt sich der Haut an und heißt Cutisblatt. Das innere Blatt liegt der Chorda und dem Medullarrohr an und wird Muskelblatt genannt. Dieses Blatt hat eine beträchtliche Dicke, da sich in diesem Blatt zuerst die Muskelzellen ausbilden. Die Muskelfibrillen entwickeln sich an der der Chorda anliegenden Seite, die Kerne der Muskelzellen

1) Diese Gefäße entstehen als Spalträume; ihr Hohlraum ist als Teil der primären Leibeshöhle (des Protocöls oder Schizocöls) aufzufassen.

liegen nahe an der Myotomhöhle (Fig. 29, 34 u. 40). Anfangs besitzt jede Zelle nur eine einzige Muskelfibrille, später enthält sie zahlreiche Fibrillen, welche in mehreren übereinanderliegenden Platten angeordnet sind.

Fig. 41.

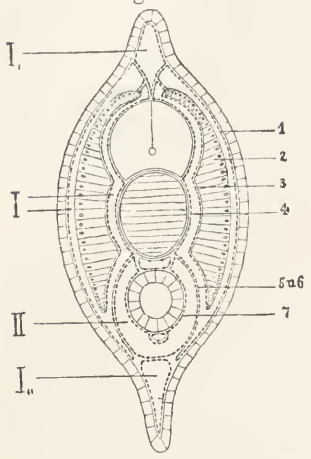


Fig. 42.

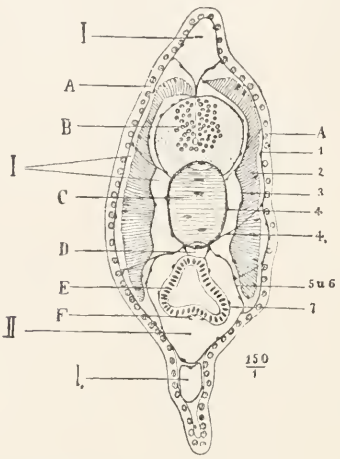


Fig. 43.

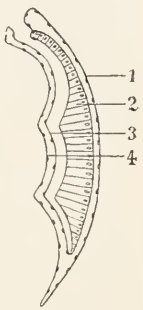


Fig. 41. Querschnitt durch einen jungen Amphioxus in der Rumpfregion zwischen Atrioporus und After. (Nach HATSCHEK.)

Fig. 42. Schema desselben Schnittes. (Nach HATSCHEK.)

Fig. 43. Schema des Myotoms (1 u. 2) und des Sklerotoms (3 u. 4).

A Epidermis, *B* Medullarrohr, *C* Chorda, *D* Aorta, *E* Darmepithel, *F* Subintestinalvene, 1 Cutisblatt, 2 Muskelblatt, 3 Fascienblatt, 4 skeletogene Schicht, 5 gastrale Fortsetzung derselben, 6 Somatopleura, 7 Splanchnopleura, I Myocöl, II Splanchnocöl, I, dorsale, I,, ventrale Flossenhöhle.

Am unteren Teile des Myotoms entsteht eine vorwachsende Falte, welche zwischen der Muskelplatte einerseits und der Chorda und dem Medullarrohr andererseits aufwärts dringt (Fig. 41—43). Die Falte heißt das Sklerotom, ihre Höhlung die Sklerotomhöhle. Gemäß ihrer Entstehung ist also die Sklerotomhöhle ein Divertikel der Ursegmenthöhle [1]). Das innere Blatt an der Sklerotomhöhle heißt skeletogenes Blatt, das äußere, welches der Muskulatur anliegt, heißt Fascienblatt.

Das untere Ende des Myotoms, welches an die Seitenplatten angrenzt, schiebt sich an der Außenseite der Seitenplatten, also zwischen der Somatopleura und der Haut nach unten vor. Das Myotom nimmt also dann an der Seite des Tieres die ganze Breite des Körpers ein mit Ausnahme der medianen Flossensäume (Fig. 41—43).

Schon frühzeitig wird das Myotom winklig geknickt; die Spitze des Winkels steht nach vorn, die Schenkel nach hinten (Fig. 36). An dem unteren Ende des Myotoms entwickelt sich die Genitalanlage. Schon zu der Zeit, wenn das Myotom sich von den Seitenplatten sondert, bemerkt man an der unteren Grenze des Myotoms eine auffallend große Zelle, die Grenzzelle (Fig. 40), und BOVERI, welcher die Entwickelung der Genitalorgane beschrieben hat, hält dieselbe für die Urgenitalzelle. Die Lage derselben (am unteren Ende des Myotoms) würde demnach daran erinnern, daß bei den Selachiern

1) Es ist fraglich, ob diese Bildungsweise des Sklerotoms als palingenetisch angesehen werden kann (vergl. p. 39 u. 72).

die Genitalzellen in dem Verbindungsteil des Myotoms und der Seitenplatten (in dem Gononephrotom) auftreten.

In späteren Stadien findet man die Genitalanlage am vorderen Ende des unteren Randes des Myotoms (Fig. 44). Dieselbe stülpt

Fig. 44.

Fig. 45.

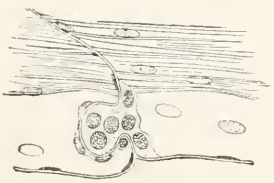


Fig. 46.

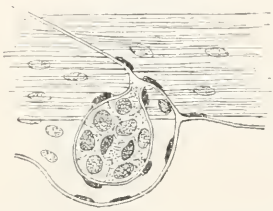


Fig. 44. Seitenansicht der Genitalanlage eines jungen Amphioxus von 5 mm Länge. (Nach Boveri.)

Fig. 45. Späteres Stadium der Entwickelung der Genitalanlage v. Amphioxus. (Nach Boveri.) Die Genitalanlage stülpt sich in die Höhle des vorhergehenden Myotoms ein.

Fig. 46. Gonade eines 8 mm langen Amphioxus. (Nach Boveri.) Die Gonade ist in die Genitalkammer eingesenkt; letztere wird nun durch eine Scheidewand von dem übrigen Myocöl abgetrennt.

sich dann in das vorhergehende Myotom ein (Fig. 45 u. 46). Der hintere Teil des vorhergehenden Myotoms bildet die Genitalkammer, welche die Gonade umgiebt (das Gonocöl). Dieser Teil des Myotoms grenzt sich durch eine Scheidewand von der übrigen Myotomhöhle ab. Die Genitalkammern der einzelnen Segmente dehnen sich dann soweit aus, daß sie miteinander zur Berührung kommen.

Während der Vermehrung der Genitalzellen erhält die Gonade eine Höhlung Beim Hoden fallen später die reifen Samenzellen in diese Höhlung und häufen sich in derselben an; zur Zeit der Reife bildet sich dann an der Stelle, wo die Gonade an der Wand des Gonocöls ansitzt (am Hilus), eine temporäre Oeffnung, durch welche das Sperma in die anstoßende Peribranchialhöhle austritt. — Bei dem Ovarium aber entstehen während des Wachstums der Eier einspringende Falten des Keimepithels; und dadurch wird der Hohlraum in der Gonade verengt und auf ein System feiner Spalten reducirt; die reifen Eier können nicht durch diese Spalten hindurch gehen, sondern brechen unter mehrfacher Zerreißung der Wand des Ovariums in die Peribranchialhöhle aus (Legros).

Vergleicht man die Gonaden des Amphioxus mit denjenigen der anderen Wirbeltiere, so fällt zunächst der wichtige Unterschied auf, daß die Gonaden des Amphioxus segmental angelegt werden und zu segmentalen Organen sich ausbilden. Darin kann wohl ein primitives Merkmal der Wirbeltiere gesehen werden [1]). Jedoch zeigen die Gonaden

1) In diesem Sinne schreibt Ernst Haeckel (in der Systematischen Phylogenie, Berlin 1895, 3. Bd., p. 196): „Im Gegensatze zu den Acraniern, welche ein Paar Längsreihen von segmentalen Gonaden conservirt haben, besitzen die Cranioten nur ein Paar Geschlechtsdrüsen. Dass aber auch diese ursprünglich auf die erstere Bildung zurückzuführen und durch secundäre Verschmelzung aus zahlreichen metameren Gonaden entstanden sind, zeigt deren segmentale Anlage bei den Embryonen der ältesten Gnathostomen, der Selachier (s. diese). Interessante Anklänge an diese

des Amphioxus Eigentümlichkeiten, mit welchen nichts Aehnliches bei anderen Wirbeltieren zu vergleichen ist: Die Gonaden werden von den Genitalkammern umschlossen, welche von dem Myocöl des vorhergehenden Segments abstammen, und die Geschlechtsprodukte werden unter Zerreißung der Wand entleert, anstatt durch die Peritonealhöhle und die Nierenkanälchen ausgeführt zu werden.

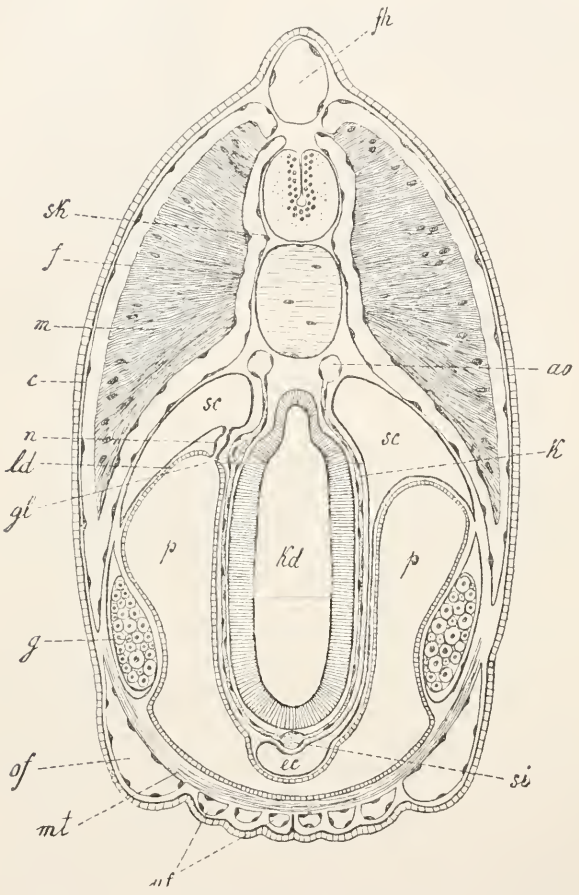


Fig. 47. Schematischer Querschnitt durch die Kiemenregion von Amphioxus. (Nach Boveri u. Hatschek aus Korschelt u. Heider.) Links sind die Verhältnisse eines secundären, rechts diejenigen eines primären Kiemenbogens dargestellt. *ao* Aorta, *c* Cutisblatt, *ec* Endostylcölom *f* Fascienblatt, *fh* dorsale Flossenhöhle, *g* Gonade, *gl* Glomerulus, *k* Kiemengefäß, *kd* Kiemendarm, *ld* Ligamentum denticulatum (Scheidewand zwischen der Peritonealhöhle und der Peribranchialhöhle), *m* Muskelplatte, *mt* Musculus transversus, *n* Nierenkanälchen, *of* Oberfaltenhöhle (Seitenfaltenhöhle), *p* Peribranchialraum, *sc* Peritonealhöhle (subchordales Cölom), *si* ventrales Gefäß (hier Kiemenarterie), *sk* Skeletogenes Blatt, *uf* Unterfaltenhöhle.

Um zu sehen, wie die auf den letzten Seiten besprochenen Organe gelagert sind, betrachten wir einen schematischen Querschnitt eines erwachsenen Amphioxus, und zwar einen Schnitt, welcher durch die Kiemengegend geht und rechts einen primären, links einen secundären Kiemenbogen zeigt (Fig. 47, man vergleiche das Querschnittsbild Fig. 23). Man sieht oben den unpaaren Flossensaum, darunter den Querschnitt des Medullarrohres, darunter den Querschnitt der Chorda, darunter den Kiemendarm; unter der Chorda bemerkt man die beiden Aortenwurzeln, unter dem Darme die Kiemenarterie, welche die Gefäße in die Kiemenbögen entsendet. Der Kiemendarm ist von der Peribranchialhöhle umgeben. Ueber der Peribranchialhöhle sehen wir jederseits die Peritonealhöhle (Leibeshöhle, Cö-

ursprüngliche Metamerie der Gonaden haben sich auch noch bei einigen Gliedern der Amphibien erhalten (Hoden der Cäcilien, Ovarium mancher Batrachier)."

lom). Der ventrale mittlere Teil der Peritonealhöhle ist unter dem Darme zu finden, und dieser Teil hängt in jedem primären Kiemenbogen (in der Zeichnung rechts) mit der übrigen Leibeshöhle zusammen. Zwischen der Muskelmasse und dem Cutisblatt bemerkt man das Myocöl, an der Innenseite der Muskelmasse das Sklerotom. Von dem Myocöl stammen, wie wir gesehen haben, die Genitalkammern ab, welche an der äußeren Wand der Peribranchialhöhle gelegen sind und die Gonaden umschließen.

In der schematischen Figur ist auf der linken Seite ein Nierenkanal eingezeichnet, welcher von der Peritonealhöhle in die Peribranchialhöhle führt (Fig. 47 *n*). Die von Boveri (1890, 1892) entdeckten Nierenkanälchen liegen im Bereich des Kiemendarms und sind branchiomer; die Ausmündungsstelle eines Kanälchens liegt jeweils an einem secundären Kiemenbogen. Jedes Kanälchen beginnt in der Peritonealhöhle mit mehreren Oeffnungen. Die Kanälchen besitzen Flimmerepithel. Bei jedem Nierenkanälchen zeigt das vorbeiziehende Kiemengefäß eine Anschwellung und besitzt an dieser Stelle Anastomosen (Fig. 47 *gl*); Boveri hat diese Bildung mit dem Glomerulus an der Vorniere anderer Wirbeltiere verglichen und die Nierenkanälchen des Amphioxus den Vornierenkanälchen homolog gesetzt. — Die Entwickelung der Nierenkanälchen ist nicht bekannt. — Es wurde schon früher gesagt, daß der Peribranchialraum eine ektodermale Bildung ist; die Nierenkanälchen des Amphioxus münden in die Peribranchialhöhle, also in gewissem Sinne nach außen. Vergleicht man die Nierenkanälchen des Amphioxus mit den Vornierenkanälchen der übrigen Wirbeltiere, so zeigt sich vor allem der Unterschied, daß die letzteren in den Vornierengang münden und ein solcher bei Amphioxus nicht vorhanden ist. Boveri hat die Peribranchialhöhle des Amphioxus dem Vornierengang homolog gesetzt, doch scheint mir diese Beziehung zweifelhaft, besonders da der Anfangsteil des Vornierengangs bei allen Wirbeltieren nicht vom Ektoderm, sondern von den Seitenplatten abstammt.

Es ist eine histologische Eigentümlichkeit des Amphioxus, daß die mesenchymatischen Gewebe wenig entwickelt und zellenarm sind. Daher ist auch die Entstehung derselben nur unvollkommen bekannt. — Das Sklerotom, welches bei anderen Wirbeltieren von einer beträchtlichen Menge oder sogar sehr großen Masse von Mesenchymzellen gebildet wird, ist hier durch eine Falte, also durch 2 Blätter eines dünnen einschichtigen Epithels repräsentirt. Zwischen dem inneren Blatt (dem skeletogenen Blatt) und der Chordascheide wird eine dünne gallertige Schicht gebildet, welche von Fasern durchzogen ist und in welche spärliche Zellen von diesem Blatt aus eindringen (Joseph 1895). Diese Schicht, welche als cortikales Bindegewebe bezeichnet wird, besitzt nach oben und nach unten Fortsätze, welche den oberen und unteren Bögen der höheren Wirbeltiere ähnlich sind. — Die Cutis ist durch eine dünne gallertige, von Fasern durchsetzte Schicht gebildet, in welcher sehr spärliche Zellen vorhanden sind (J. W. Spengel, 1890); dieselben stammen wahrscheinlich durch Auswanderung von dem äußeren Blatt des Myotoms, dem Cutisblatt. Vermutlich entstehen aus der Splanchnopleura in ähnlicher Weise die mesenchymatischen Zellen am Darmkanal, insbesondere die Muskelzellen des Darmes. — Auch die Gefäßwandungen und die Blutzellen stammen wahrscheinlich von dem inneren Blatt der Ursegmente ab.

Amphioxus besitzt bekanntlich im Blute nur sehr wenige Blutzellen, und diese haben den Charakter von weißen Blutkörperchen [1]).

Es ist fraglich, ob die Zellenarmut der mesenchymatischen Gewebe des Amphioxus ein ursprünglicher oder ein secundär erworbener Charakter ist. Ich halte es für wahrscheinlich, daß Amphioxus von Tieren abstammt, welche ein reichlicheres Mesenchym gehabt haben. Ich bin daher der Meinung, daß auch der Bildungsmodus des Sklerotoms bei Amphioxus nicht primitiv ist und daß das Sklerotom ursprünglich durch Herauswuchern einer Menge von Mesenchymzellen, nicht durch eine Faltenbildung entstand.

Litteratur über die Entwickelung von Amphioxus.

Ayers, Howard, *Concerning Vertebrate Cephalogenesis. Journ. of Morphology, Vol. IV, Boston 1890.*

Boveri, Th., *Ueber die Niere des Amphioxus. Münch. med. Woehenschr., 1890, No. 26; auch Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. 6, 1890.*

— *Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. 5, 1892, p. 429—510.*

— *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern bei Amphioxus. Anatom. Anz., 1892, p. 170—181.*

Bride, E., W., Mac, *The early development of Amphioxus. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 40, 1897, p. 589—612.*

— *Further Remarks on the development of Amphioxus. Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. 43, 1900. (Nur über die Bildung des Peribranchialraumes.)*

Burchard. E., *Beitrag zur Kenntnis des Amphioxus lanceolatus (mit ausführlichem Litteraturverzeichnis). Jenaische Zeitschr., Bd. 34, 1900, p. 719—833.*

Delage et Hérouard, *Traité de Zoologie concrète. T. VIII, les Procordés, Paris 1898, p. 68—131.*

Ebner V., v., *Ueber den Bau der Chorda dorsalis des Amphioxus lanceolatus. Sitzungsber. d. K. Akad. Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. 104, 1895, p. 199—228.*

Eismond, *Zur Ontogenie des Amphioxus. Biolog. Centralbl., Bd. 14, 1894, No. 10, p. 353—360.*

Garbowski, T., *Amphioxus als Grundlage der Mesodermtheorie. Anatom. Anz., Bd. 14, 1898, p. 473—497.*

Hammar, A., *Zur Kenntnis der Leberentwickelung bei Amphioxus. Anatom. Anz., Bd. 14, 1898, p. 602—607.*

Hatschek, B., *Studien über Entwickelung des Amphioxus. Arb. a. d. Zoolog. Inst. zu Wien, Bd. 4, 1882.*

— *Mitteilungen über Amphioxus. Zoolog. Anz., Bd. 7, 1884, p. 517—520.*

— *Ueber den Schichtenbau des Amphioxus. Anatom. Anz., Bd. 3, 1888, p. 662—667.*

— *Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhdl. d. Anatom. Gesellsch., 1892, p. 136—162.*

Heymans et van der Stricht, *Sur le Système nerveux de l'Amphioxus et sur la constitution et la genèse des racines sensibles. Mém. cour. et des sav. étrang., de l'Acad. R., T. LVI, Bruxelles 1898.*

Hesse, R., *Untersuchung über die Lichtempfindung bei niederen Tieren, IV. Das Schorgan des Amphioxus. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 66, 1898.*

Joseph, H., *Ueber das Achsenskelet des Amphioxus. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 59, 1895.*

— *Beiträge zur Histologie des Amphioxus. Arb. a. d. Zoolog. Inst. Wien, Bd. 12, 1900, p. 99—132. Mit 1 Taf.*

Klaatsch, H., *Ueber den Bau und die Entwickelung des Tentakelapparates des Amphioxus. Verhdl. d. Anatom. Ges. (Kiel) 1898.*

— *Bemerkungen zur Gastrula des Amphioxus. Morphol. Jahrb., Bd. 25, 1897.*

---

1) Es ist wahrscheinlich, daß das Blut der Wirbeltiere ursprünglich ein zellenfreies Serum war; denn bei allen Wirbeltieren findet man in dem Gefäßsystem zuerst eine zellenfreie Flüssigkeit, in welche dann die Blutzellen an bestimmten Bildungsstätten eintreten. Daher kann man es für ein ursprüngliches Merkmal des Amphioxus halten, daß sein Blut nur spärlich Zellen enthält (Genaueres darüber ist in meinem Vortrage über die embryonale Anlage des Blutes der Wirbeltiere enthalten, Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellsch. 1892).

Korschelt und Heider, *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1893, p. 1429—1465.*

Kowalevsky, A., *Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mém de l'Acad. de St. Pétersbourg, 7. Sér., Vol. II, 1867.*

— *Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 13, 1876.*

Kupffer, C., v., *Studien zur vergl. Entwickelungsgeschichte des Kopfes. I. Die Entwickelung des Kopfes von Acipenser sturio. München u. Leipzig 1893.*

Lagerhaus, *Zur Anatomie des Amphioxus. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 12, 1876.*

Lankester, E. Ray, *On some points in the Structure of Amphioxus. Quart. Journ. microscop. Sc., Vol. 15, 1875.*

— *Contributions to the knowledge of Amphioxus. Ebenda, Vol. 29, 1889.*

— *Note on the development of the Atrial Chamber in Amphioxus. Ebenda, Vol. 40, 1898.*

— *and* **Willey, A.,** *The development of the Atrial Chamber of Amphioxus. Quart. Journ. microscop. Sc., Vol. 31, 1890.*

Legros, R., *Sur la Morphologie des glandes sexuelles de l'Amphioxus lanceolatus. Compte rendu du 3. Congrès internat. de zool. tenu à Leyde 1895.*

— *Développement de la cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus. Arch. d'Anat. micr., T. I, 1897; T. II, 1898.*

Lwoff, B., *Ueber Bau und Entwickelung der Chorda von Amphioxus. Mitt. d. Zoolog. Station zu Neapel, Bd. 9, 1891.*

— *Ueber die Bildung der primären Keimblätter etc. bei den Wirbeltieren. Bull. Soc. Natural. Moscou, 1894, No. 1, p. 57—137. Mit 3 Taf.*

— *Ueber einige wichtige Punkte in der Entwickelung des Amphioxus. Biol. Centralbl., Bd. 12, 1892, p. 729—744.*

— *Ueber die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren. Biol. Centralbl., Bd. 13, 1893, p. 41—81.*

— *Ueber den Zusammenhang von Markrohr und Chorda beim Amphioxus und ähnliche Verhältnisse bei Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 65, 1893.*

Morgan, T., H., *The number of cells in Larvae from isolated Blastomeres of Amphioxus. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. 3, 1896, p. 269—294.*

— *and* **Hazen, Annah, P.,** *The Gastrulation of Amphioxus. Journ. of Morph., Vol. 16, Boston U. S. A. 1900.*

Retzius, G., *Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von Amphioxus lanceolatus. Biolog. Untersuchungen, Neue Folge, Vol. 2, Stockholm 1890.*

— *Das hintere Ende des Rückenmarks und sein Verhältnis zur Chorda bei Amphioxus. Ebenda, Neue Folge, Vol. 7, Stockholm 1895.*

Rohde, E., *Histolog. Untersuchungen über das Nervensystem von Amphioxus. Schneider's Zoolog. Beitr., Bd. 2, 1887.*

Rolph, W., *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus. Morphol. Jahrb., Bd. 2, 1876.*

Samassa, P., *Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere, IV. Amphioxus. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. 7, 1898.*

Schneider, A., *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte. I Amphioxus. Berlin 1879.*

Sobotta, Joh., *Beobachtungen über den Gastrulationsvorgang beim Amphioxus. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg, Bd. 31, 1897, p. 101—121.*

— *Die Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Anat. Anz., Bd. 11, 1895.*

— *Die Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, 1897.*

— *Ueber die Befruchtung des Wirbeltiereies. Würzburger Physik.-med. Gesellsch., 1896.*

Spengel, J. W., *Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zoolog. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 4, 1890.*

Stricht, van der, O., *La Maturation et la fécondation de l'oeuf de l'Amphioxus lanceolatus. Bull. de l'Acad. R. de Belgique 3. Séric, T. 30, Bruxelles 1895. Arch. d. Biol., T. 14, 1896.*

Wijhe, van, J. W., *Die Kopfregion der Cranioten beim Amphioxus. Anatom. Anz., Bd. 4, 1889, p. 558—566.*

— *Ueber Amphioxus. Anatom. Anz., Bd. 8, 1893, p. 152—172.*

Willey, Arthur, *Devel. of the atrial chamber of Amphioxus. Proceed. of the R. Soc., Vol. 48, July 1890, p. 80—89.*

— *The later Larval Development of Amphioxus. Quant. Journ. of micr. science Vol. 32, 1891.*

— *Amphioxus and the Ancestry of the Vertebrates, 1894. (Eine zusammenfass. Monographie.)*

Wilson, E. B., *On multiple and partial development in Amphioxus. Anatom. Anz., Bd. 7, 1892, p. 732—740.*

— *Amphioxus and the Mosaic Theory of Development, Journ. of Morphology, Vol. 8, Boston 1893, p. 579—638.*

III. CAPITEL.

Cyclostomen.

1. Abschnitt: **Petromyzonten,** Neunaugen.

Die embryologischen Beobachtungen an Petromyzonten beziehen sich hauptsächlich auf das Flußneunauge (Flußbricke, Petromyzon fluviatilis L.) und auf das Bachneunauge (Sandbricke, Petromyzon Planeri Bl.); nur einige Angaben betreffen das Meerneunauge (Meerbricke, Lamprete, Petromyzon marinus L.).

Die Befruchtung.

Die wichtigsten Publicationen sind diejenigen von Calberla 1877, Böhm 1888 und Herfort 1900.

Die genannten Petromyzonten laichen im Frühjahr, gewöhnlich im April. Für das Laichgeschäft legen sie in ziemlich flachem Wasser eine seichte Grube an. Soll die Besamung erfolgen, so saugt sich das Weibchen an einem Steine an und das Männchen am Kopfe des Weibchens; dann biegen sich die Tiere so, daß die vorstehende Urogenitalpapille des Männchens die Kloake des Weibchens berührt, worauf die Eier und der Samen entleert werden und die Befruchtung im Wasser erfolgt[1]). Die Geschlechtszellen treten aus der Leibeshöhle durch die Pori genitales aus[2]). — Die künstliche Befruchtung gelingt ohne Schwierigkeit, wenn man in ein Gefäß die Eier eines reifen Weibchens und den Samen eines reifen Männchens ausdrückt; am

1) Dean und Sumner berichten von Petromyzon wilderi, daß die Ausstossung von Samen und Eiern der Berührung der Kloake unmittelbar folgt und daß dabei beide Tiere mit dem hinteren Teil des Körpers rasche Vibrationen ausführen. Nach Herfort hat Vejdovsky die Befruchtung bei Petromyzon fluviatilis in folgender Weise geschehen sehen. Das Männchen schmiegte die Gegend des Penis eng an den Körper des Weibchens an und begann lebhaft an den geschwollenen Lippen des Abdominalporus zu streichen. Sofort begann das Weibchen die Eier zu entleeren; das Männchen hörte während der Eiblage nicht auf zu streichen; dann spritzte das Männchen einen Strahl von Spermatozoen in das Wasser und verteilte das Sperma durch lebhafte Schwanzbewegungen, welche die Eier aufwirbelten.

2) Die Gonaden der Petromyzonten besitzen keine besonderen Ausführungsgänge, sondern Eier und Samen fallen in die Leibeshöhle und werden durch zwei in den Sinus urogenitalis mündende Poren entleert, welche gewöhnlich Pori abdominales heißen, aber nach Wiedersheim besser Pori genitales genannt werden, da sie wahrscheinlich den Pori genitales anderer Vertebraten nicht homolog sind. Das Peritonealepithel geschlechtsreifer Tiere ist ein hohes Cylinderepithel (Nestler 1890).

besten ist die sog. trockene Befruchtung, wie man sie gewöhnlich bei Knochenfischen ausführt (beschrieben in dem Capitel Teleosteer, Knochenfische).

Die Richtungskörperbildung und die Befruchtung wurden zuerst bei Petromyzon Planeri beobachtet (hauptsächlich von Aug. Müller, Calberla, Böhm). Die reifen Eier von Petromyzon Planeri sind einer rundlichen Birne ähnlich und haben eine Länge von 1,1—1,2 mm, eine Dicke von 0,9—1,0 mm. Auf dem Ei liegt eine Eihaut, welche von dem Ei abgeschieden ist und aus zwei Schichten besteht, einer inneren, von radiären Poren durchsetzten und einer äußeren homogenen. Darüber befindet sich noch eine Schleimhülle, welche bewirkt, daß das Ei, wenn es abgelegt wird, an Steinen oder anderen Gegenständen hängen bleibt; dieselbe ist durch schleimige Umwandlung der Follikelzellen entstanden (Böhm). An dem animalen Pole ist anstatt dieser Schleimhülle eine hyaline, in Wasser kaum sichtbare Kuppel (Flocke) vorhanden; dieselbe läßt Spermatozoen durchtreten, während die übrige Schleimschichte für diese undurchdringlich ist. An dem animalen Pole ist die Eihaut uhrglasförmig vorgewölbt und darunter befindet sich eine aus hellem Protoplasma bestehende Kappe, während das übrige Ei infolge der massigen Einlagerung von Dotterkörnchen undurchsichtig ist. Diese helle Protoplasmamasse heißt das Polplasma (Böhm). Wenn die Eier ins Wasser gelangen, hebt sich die Eimembran an dem animalen Pole ein wenig von dem Polplasma ab, aber letzteres bleibt durch mehrere Plasmafäden, insbesondere gewöhnlich durch einen dicken mittleren Strang (Achsenstrang, Leitband) mit der Eihaut verbunden (Fig. 48). Der Achsenstrang ist amöboider Bewegung fähig; er kann sich zurückziehen und wieder ausgestreckt werden. Das befruchtende Spermatozoon kann durch den Achsenstrang eintreten, oder durch einen der anderen Protoplasmafäden oder frei durch den Zwischenraum eindringen, während andere Spermatozoen in der Eihaut stecken bleiben. Das Vorhandensein einer Micropyle wird von Böhm in Abrede gestellt [1]). Wenn das Spermatozoon in das Polplasma eingedrungen ist, werden der Achsenstrang und die anderen Protoplasmafäden eingezogen, und es wird an der ganzen Oberfläche des Eies eine neue Membran abgeschieden. Gleichzeitig findet die Ausstoßung des ersten Richtungskörpers statt.

Fig. 48.

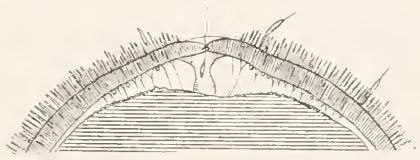


Fig. 49.

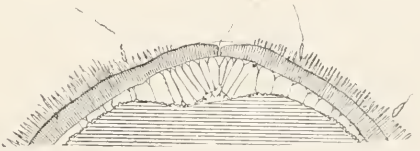


Fig. 48. Ei von Petromyzon Planeri, 20 Secunden nach dem Eintritt des Spermatozoons in die Micropyle. Der Kopf des Spermatozoons befindet sich in dem Leitband unter der Micropyle. (Nach Calberla.)

Fig. 49. Dasselbe Ei einige Secunden später, wenn das Leitband eingezogen ist. (Nach Calberla.)

1) Aber Calberla, welcher den Befruchtunsvorgang, soweit man ihn am lebenden Ei sieht, genau beschrieb, hat eine Micropyle beobachtet; „man sieht deutlich, wie das Spermatozoon die Eihaut im Centrum der Micropyle berührt und wie sich der Kopf desselben, durch die kräftigen Undulationen des Schweifes unterstützt, den Weg

Betrachten wir nun das Verhalten der Kerne. Wenn das Ei sich der Reife nähert, rückt das Keimbläschen an die Peripherie des Eies und seine Membran löst sich auf. Das Keimbläschen ist so groß, daß seine Masse den größten Teil des obengenannten Polplasma liefert. Aus einem kleinen Teil des Keimbläschens geht die erste Richtungsspindel hervor; dieselbe ist bis jetzt nicht beobachtet worden, wohl aber die beiden kleinen Kerne, welche bei der ersten Richtungsteilung gebildet werden, nämlich der Kern des ersten Richtungskörpers und der im Ei verbleibende Kern. Aus letzterem entsteht dann die zweite Richtungsspindel; es folgt der Austritt des zweiten Richtungskörpers. Der im Ei verbleibende Kern (der weibliche Vorkern) nähert sich dem Spermatozoenkopfe, neben welchem jetzt eine deutliche Strahlung erschienen ist. Aus dem Spermatozoenkopfe geht ein Kern hervor (der nämliche Vorkern), welcher sich mit dem weiblichen Kerne zusammenlegt und dann mit ihm verschmilzt. Inzwischen ist das Polplasma, welches die beiden Kerne umschließt, von der Oberfläche des Eies in das Innere des Eies hereingewandert [1]). Auch haben sich aus der einen Strahlung jetzt zwei Pole der Strahlung gebildet, welche zu den Polen der ersten Furchungsspindel werden.

In ähnlicher Weise wie bei Petromyzon Planeri verläuft die Befruchtung bei Petromyzon fluviatilis, wie aus der Beschreibung von Herfort hervorgeht. Das Spermatozoon tritt durch das Leitband ein, welches also die Bedeutung eines Empfängnishügels hat. In der Tiefe des Polplasmas entsteht aus dem Spermatozoon der männliche Vorkern, und neben demselben tritt eine Sphäre auf, von welcher radiäre Strahlen ausgehen; in der Mitte der Sphäre liegt ein kleiner Centralkörper, welcher sich bald teilt. Das Spermatozoon und das umgebende Polplasma sinken dann etwas tiefer in das Ei ein, und nur ein Streifen des Polplasma führt zu der Oberfläche des Eies, wo inzwischen der 2. Richtungskörper gebildet wurde; der weibliche Vorkern wandert durch diesen Streifen herab und vereinigt sich mit dem männlichen Vorkern; bald darnach entsteht die 1. Furchungsspindel; sie liegt in dem oberen Teile des Eies und ihre Richtung ist senkrecht zur Achse des Eies [2]).

---

durch den Micropylenkanal cröffnet.“ Der Kopf des Spermatozoons dringt dann durch das Leitband in das Ei ein (Fig. 48), worauf das Leitband eingezogen wird (Fig. 49).

1) Böhm berichtet, daß das Polplasma von der übrigen Eimasse durch eine membranartige Hülle getrennt ist. Wenn das Polplasma in das Innere des Eies hereinwandert, ist es von dieser welligen Hülle wie von einem Sack umschlossen. Nach oben aber bleibt das Polplasma durch einen Strang dotterfreier Substanz mit der Oberfläche in Zusammenhang. — Herfort hat die genannte wellige Hülle auch bei Petromyzon fluviatilis gefunden und hält sie für ein Differenzirungsproduct des Polplasmas, welches wurzelartige Fäden zwischen die darunter liegenden Dotterkörner entsendet und bei der Assimilation des Dotters thätig ist.

2) Die protoplasmatischen Bestandteile des Eies befinden sich hauptsächlich im oberen Drittel des Eies und im übrigen Ei befindet sich die Dottermasse, welche in Bezug auf die Einstellung der Spindel inactiv ist; die Spindel muß sich also horizontal stellen. Herfort schreibt über die Einstellung folgendes: „Auf mehreren Präparaten konnte ich eine schiefgestellte Spindel wahrnehmen, gewöhnlich aber steht dieselbe senkrecht auf die Längsachse des Eies; diese Einstellung geschieht schon im Stadium der Conjugation der Vorkerne, indem sich die durch die gemeinsame Berührungsfläche der Vorkerne und durch die Sphärencentren gehende Copulationsebene senkrecht auf die Längsachse orientirt; die Einstellung kann aber auch später erfolgen.“

Die Furchung und die Gastrulation.

Die Schriften von Max Schultze 1856, Scott 1882 und Goette 1890 sind in erster Linie zu beachten.

Die Furchung der Petromyzonten ist total und inäqual; sie hat große Aehnlichkeit mit der Furchung des Frosches und anderer Amphibien. Bei der 1. Teilung schneidet die Furche in vertikaler Richtung durch; die 2. Furche geht senkrecht zur 1. und ist ebenfalls meridional. Die Furchen der 3. Teilung verlaufen bei Petromyzon Planeri und Petromyzon fluviatilis horizontal (latitudinal) und schneiden in der Nähe des Aequators des Eies etwas oberhalb desselben ein; es entstehen also 4 kleinere und 4 größere Blastomeren. Bei Petromyzon marinus sind die Furchen der 3. Teilung meist ebenfalls horizontal, manchmal schief oder vertikal (Eycleshymer). Die Furchen der 4. Teilung verlaufen bei Petromyzon Planeri nach M. Schultze latitudinal, bei Petromyzon fluviatilis nach Shipley meridional. Bei den

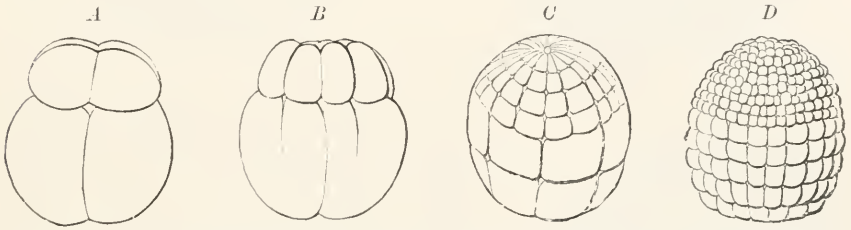


Fig. 50. Furchungsstadien von Petromyzon fluviatilis (*A* u. *B*) und Petromyzon Planeri (*C* u. *D*). (Aus Hatschek, *A* u. *B* nach Shipley, *C* u. *D* nach M. Schultze.)

folgenden Furchungsstadien ist keine allgemeingültige Regelmäßigkeit mehr festzustellen. Nur soviel mag bemerkt werden, daß die Furchung in der animalen Hälfte rascher fortschreitet als in der vegetativen.

Die Furchungshöhle tritt früh auf. Ein junges Blastulastadium ist demjenigen der Tritonen (Fig. 11) sehr ähnlich; man unterscheidet einen animalen Teil, welcher aus kleinen Zellen besteht, und einen vegetativen Teil, welcher aus größeren, sehr viel Dotter enthaltenden Zellen zusammengesetzt ist. Zwischen dem animalen und dem vegetativen Teil befindet sich eine geräumige Furchungshöhle; dieselbe wird verhältnismäßig größer als beim Froschei und ihr Dach verdünnt sich allmählich so sehr, daß es nur noch von einer einzigen Schicht kleiner Zellen gebildet wird (Fig. 51). Am Rande der Furchungshöhle befinden sich mehrere Schichten von Zellen, welche allmählich in die großen Zellen der unteren Hälfte übergehen (Fig. 51).

An einer Seite des Eies bildet sich an der Uebergangsstelle der kleinen und großen Zellen eine wulstige Erhöhung (Fig. 51) und darunter entsteht eine quere halbmondförmige Furche. Letztere bezeichnet die beginnende Gastrulaeinstülpung (Fig. 51 u. 52). Noch ehe die taschenförmige Einstülpung nach oben vordringt, verschwindet die genannte wulstige Erhebung. Die Einstülpung erweitert sich und die entstehende Höhle ist die Urdarmhöhle. Während dieselbe sich immer weiter nach vorn ausdehnt, verkleinert sich die Furchungshöhle und verschwindet.

Das dorsale, an der Decke des Urdarms gelegene Entoderm hat während der Gastrulation durchweg eine Dicke von mehreren Zellen,

wobei die an die Darmhöhle anstoßenden Zellen in epithelähnlicher Weise sich zusammenordnen. Mit der Verlängerung der Gastralhöhle verdünnt sich das Ektoderm an der Decke der Gastralhöhle und bildet nur noch eine 1—2 Zellen dicke epitheliale Schicht (Fig. 54)[1]).

Fig. 51.

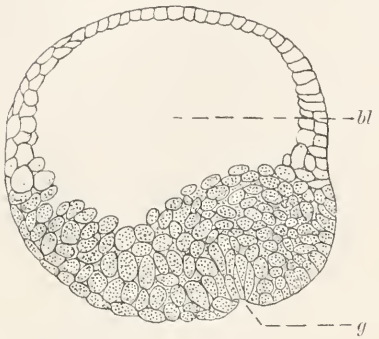


Fig. 52.

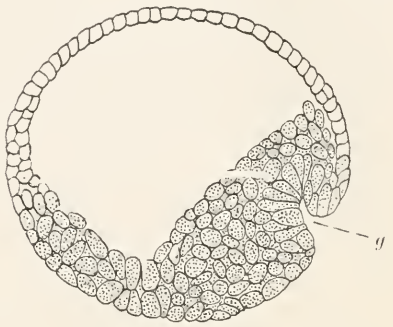


Fig. 53.

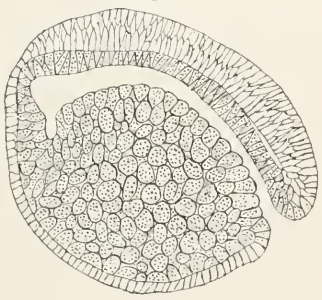


Fig. 51—53. Blastula und Gastrula von Petromyzon fluviatilis. (Naeh Goette.)
Fig. 51. Blastula mit beginnender Gastrulaeinstülpung (*g*); *bl* Blastocöl.
Fig. 52. Ein wenig älteres Stadium. *g* Gastrulaeinstülpung.
Fig. 53. Gastrula mit beginnender Bildung der massiven Anlage des Medullarrohres.

Das Ektoderm ist zur Zeit der Gastrulation eine einschichtige Zellenlage. Während der Gastrulation wird das Ektoderm an der Vorderseite und Unterseite des Embryo über die vegetativen Zellen hin weitergeschoben, so daß das Ektoderm dann den ganzen Embryo bedeckt (Fig. 53).

Das Medullarrohr, die Chorda und das Mesoderm.

Die wichtigsten Publieationen sind diejenigen von Scott 1882, Goette 1890, Hatta 1891.

Das Medullarrohr wird solid angelegt, in ähnlicher Weise wie bei den Knochenfischen; es bildet sich eine kielförmig nach unten vorspringende Verdickung des Ektoderms, während an der Oberfläche nur eine flache Furche die vor sich gehende Einfaltung der Medullarplatte audeutet (Fig. 55); die kielförmige Verdickung ist natürlich gleichwertig mit der Bildung einer geschlossenen Falte[2]). Erst zu der Zeit,

1) „Dabei sieht man die oberen Zellen sich zwischen die unteren einkeilen und diese Verschiebung solange zunehmen, bis das Gewölbe nur 1—2 Zellen diek ist" (Goette).

2) Naeh der Beschreibung von Calberla wird das Ektoderm, welches ursprünglich überall ein einschichtiges Cylinderepithel darstellt, im Bereieh der Medullarplatte zweischiehtig und nachher mehrschichtig; nach Calberla dringt die obere Zellenlage in Form einer geschlossenen Falte in die kielförmige Medullaranlage ein, was aber von anderen Beobachtern nicht bestätigt wurde.

wenn der Embryo aus der kugeligen Körperform in die birnförmige übergeht, entsteht in dem Medullarrohr ein Lumen; dasselbe erscheint zuerst in dem vordersten Teile des Medullarrohres und setzt sich von da nach hinten fort. — Einen offenen Canalis neurentericus giebt es niemals.

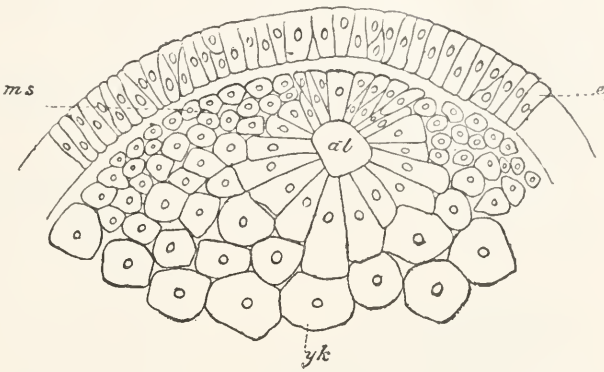


Fig. 54. Querschnitt durch eine Gastrula von Petromyzon. 160 Stunden nach der Befruchtung. (Nach Balfour.) Das Stadium liegt zwischen Fig. 52 und Fig. 53. *al* Gastralhöhle, *ep* Ektoderm, *ms* Mesoderm, *yk* Dotterzellen.

Die Entstehung der Chorda und die Bildung des Mesoderms müssen zusammen erörtert werden, da die Vorgänge miteinander in Verbindung stehen.

Es wurde schon oben gesagt, daß das dorsale Entoderm in seinem mittleren Teile ein 1—2-schichtiges, aus hohen schmalen Zellen bestehendes Epithel bildet; dieser Epithelstreifen ist die Anlage der Chorda. Die Gastralhöhle ist so schmal, daß dieser Epithelstreifen (das Chordaentoderm) hinreicht, ihre dorsale Bedeckung zu bilden (Fig. 55). Die seitlich von dem Chordaentoderm gelegenen Zellen bilden die Anlage der Mesodermstreifen. Diese trennen sich von der darunter gelegenen Masse der vegetativen Zellen ab; es entsteht zwischen dem Mesoderm und der darunter liegenden entodermalen Zellmasse ein horizontaler Trennungsspalt, wobei aber das Mesoderm zunächst noch sowohl medianwärts mit dem Chordaentoderm als auch am lateralen Rande mit der Masse der entodermalen Dotterzellen in Verbindung bleibt. Dann lösen sich die Mesodermstreifen an ihrem medianwärts gelegenen Rande von dem Chordaentoderm ab (Fig. 55).

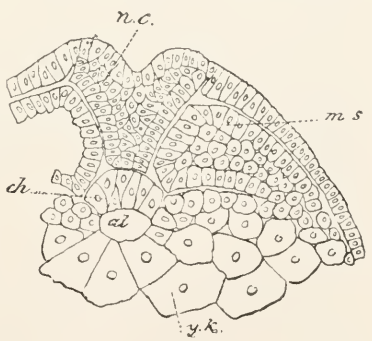


Fig. 55. Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon Planeri von 208 Stunden. (Nach Balfour.) Die Figur zeigt die Anlage des Medullarrohrs und der Chorda. *ch* Chorda-Ektoderm, *al* Gastralhöhle, *nc* Medullarstrang, *ms* Mesoderm, *yk* Dotterzellen.

Später trennen sie sich an dem lateralen Rande von der entodermalen Zellmasse ab (Fig. 56); der laterale Rand der Mesodermstreifen wächst dann über die Masse der Dotterzellen herab, bis die beiden Ränder an der Ventralseite zusammentreffen [1]). Wenn das Mesoderm sich von dem

1) Nach Scott (1882) wird eine Lamelle von Mesoderm von den Lateralseiten und der Ventralseite der Masse der Dotterzellen abgelöst, so daß die Mesodermstreifen durch diese Lamelle ventral verbunden sind, in ähnlicher Weise, wie es beim Frosch der Fall ist. Die anderen Autoren vertreten die obenstehende Ansicht.

Chordaentoderm getrennt hat, schieben sich die Zellen des Chordaentoderms medianwärts zusammen und bilden einen rundlichen Strang. Dabei rücken die Entodermzellen von den Seiten medianwärts vor, kommen unter dem Chordastrang median zur Vereinigung und erzeugen so die dorsale Wand des Darmes (Fig. 56). Alle diese Vorgänge vollziehen sich in der Richtung von vorn nach hinten.

Es bestehen aber über die Bildung des Mesoderms bei den Petromyzonten erhebliche Meinungsverschiedenheiten, welche ich hier wenigstens teilweise anführen muß.

Nach Hatta (1891) wird das Mesoderm am Vorderende der Gastralhöhle durch zwei seitliche Falten des Urdarms angelegt, welche sich vom Darm abschnüren; es wäre also hier dieselbe Bildungsweise wie bei Amphioxus, nämlich eine Divertikelbildung. Im Rumpfe entsteht nach Hatta das Mesoderm in etwas anderer Weise; es finden in den Entodermzellen seitlich von dem Chordaentoderm zahlreiche Mitosen statt, und die entstandenen Zellmassen trennen sich von dem darunter liegenden Dotterentoderm ab. In ähnlicher Weise entsteht Mesoderm an dem ganzen Rande des Blastoporus.

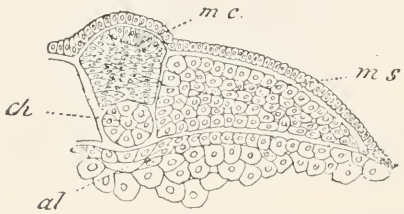


Fig. 56. Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon Planeri von 256 Stunden. (Nach Balfour.) *al* Darmkanal, *ch* Chorda, *mc* Medullarstrang, *ms* Mesodermstreifen.

Nach Goette (1890) gehen die Chorda und die Mesodermstreifen aus der sog. unteren Schicht, d. h. aus der dorsalen Wand des Urdarms hervor. Dieselbe ist anfangs mehrschichtig und wird dann in ihrem mittleren Teil einschichtig (Fig. 54); der mittlere Teil bildet die Chordaanlage. Das Chordaentoderm und die beiden Mesodermstreifen stellen eine zusammenhängende Platte dar, welche an den Außenrändern in die Masse der Dotterzellen übergeht. Dann dringt ein Spalt vom Urdarm aus unter die Mesodermstreifen ein und trennt dieselben von dem Entoderm ab. Wenn nachher das Chordaentoderm sich median zusammenkrümmt, löst sich dasselbe von den anstoßenden Mesodermstreifen los. Goette bezeichnet das nach der Sonderung des Chordaentoderms und der Mesodermstreifen übrig bleibende Entoderm als Enteroderm, da es das Epithel des Darmkanals bildet. Zellen des Enteroderms schieben sich von den Seiten her unter den Chordastrang medianwärts vor, um den Darmkanal dorsal abzuschließen, d. h. die neue Decke des Darmes zu bilden. Nachher trennt sich der laterale Rand der Mesodermstreifen von der Masse der Dotterzellen ab; der mediale Teil der Mesodermstreifen wölbt sich an der Seite des Chordastranges und des Medullarkieles in die Höhe und bildet eine auf dem Querschnitt dreieckige solide Zellmasse; innerhalb derselben treten die Höhlungen der einzelnen Ursegmente auf; diese dehnen sich dann lateralwärts aus und fließen in dem lateralen Teile des Mesoderms zur Bildung der Leibeshöhle zusammen. Die Ursegmente des Kopfes entstehen etwas anders als diejenigen des Rumpfes, insofern als die Mesodermplatte im Kopfe schon vor dem Auftreten der Segmentirung einen inneren Spaltraum enthält, welcher dann durch die intersegmentalen Einschnürungen in die Höhlen der einzelnen Segmente zerlegt wird; das vorderste Ursegment bleibt sehr lange mit dem Entoderm in Verbindung; Goette bestreitet die Beobachtungen von Kupffer, nach welchen die

Kopfsegmente bei Petromyzon wie bei Amphioxus als Divertikel des Urdarms entstehen.

Das Schwanzende des Embryo.

Aus dem Blastoporus geht der After hervor (Fig. 57). Was die Vorgänge am Schwanzende betrifft, so werden dieselben von den Autoren in verschiedener Weise dargestellt. Nach Kupffer bildet sich an der dorsalen Blastoporuslippe eine Masse undifferenzirter Zellen, welche er Teloblast nennt und in welcher der Medullarstrang, die Chorda und die Mesodermstreifen zusammen hängen; Kupffer vergleicht dieselbe der Schwanzknospe der Teleosteer. Auch Shipley berichtet, daß an der auswachsenden Schwanzspitze eine undifferenzirte Zellmasse sich befindet, in welcher die Medullaranlage mit dem Mesoderm zusammenfließt[1]). — Goette stellt die Verhältnisse in folgender Weise dar. Zur Zeit der Gastrulation geht am äußersten Ende der dorsalen Blastoporuslippe die Medullarplatte nach unten in die Entodermlamelle über (neurenterischer Umschlag); die Mesodermplatten sind in der Nähe des Umschlags mit dem Entoderm in Verschmelzung. Wenn dann die Medullarplatte durch Bildung einer geschlossenen Falte den Medullarstrang erzeugt, geht in continuirlicher Fortsetzung dieses Vorganges aus dem neurenterischen Umschlag der neurenterische Strang hervor; da der neurenterische Strang demnach ebenso wie der Medullarstrang als eine geschlossene Falte anzusehen ist, faßt Goette die Strecke zwischen der Stelle der gedachten unteren Mündung des Canalis neurentericus und dem After als eine Urmundnaht auf; er kommt daher zu dem Schluß, daß nur der unterste Teil des Blastoporus zum After wird; dadurch führt Goette die Verhältnisse der Petromyzonten auf diejenigen der anuren Amphibien zurück. Ferner berichtet Goette, daß der neurenterische Strang bei dem Hervorwachsen der Schwanzspitze in der Weise geknickt wird, daß der obere Teil zur Verlängerung des Medullarrohres dient, der untere Teil den Schwanzdarm bildet. Während das Lumen in dem Medullarrohr bis nahezu zur Schwanzspitze sich fortsetzt, bleibt der Schwanzdarm stets ein solider Strang. Das Ektoderm löst sich von dem neurenterischen Strang in derselben Weise ab wie von dem Medullarstrang. Nach Goette bildet das Ektoderm an dem Blastoporus in Verbindung mit dem anstoßenden Entoderm eine Falte, welche wie eine obere Lippe den Blastoporus bedeckt, so daß nur eine kleine Oeffnung bleibt, welche später zum After wird.

Die Entwickelung der Organe bis zum Ausschlüpfen der Larve.

Indem der Embryo in die Länge wächst, tritt der Kopf desselben freier hervor; der Embryo geht dabei aus der kugeligen Form in eine retortenförmige Gestalt über (Fig. 57). Indem dann die Masse der Dotterzellen, welche die dicke Form des hinteren Teiles des Körpers bedingt, sich in die Länge streckt, nähert sich der Embryo der Fischform. Der Darmkanal, welcher früher einen bogenförmigen

1) Shipley schreibt: „Es giebt keinen (offenen) neurenterischen Kanal, jedoch läuft von dem Darmkanal aus ein solider Strang nach hinten (Schwanzdarm) und geht in eine undifferenzirte Zellmasse über, mit welcher auch die Medullaranlage und das Mesoderm zusammenfließen."

Verlauf hatte (Fig. 57), wird dabei zu einem geradlinig durch den Körper ziehenden Rohre. Noch ehe die Längsstreckung ganz beendet ist, schlüpft der Embryo aus der Eihülle aus; es geschieht dies am

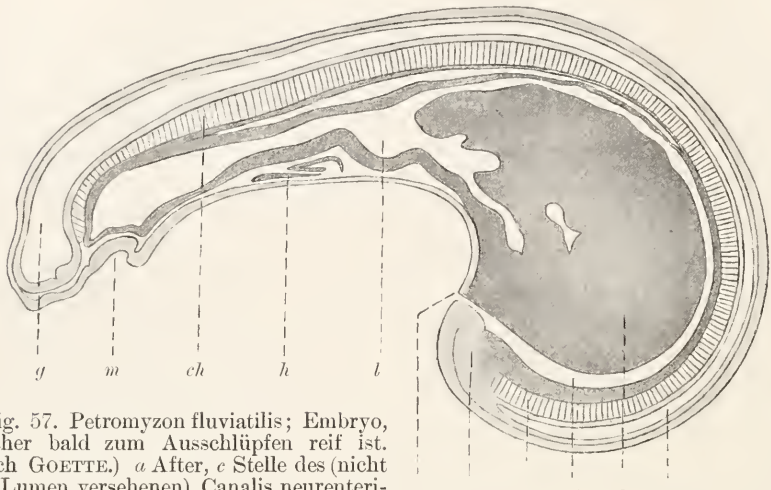


Fig. 57. Petromyzon fluviatilis; Embryo, welcher bald zum Ausschlüpfen reif ist. (Nach GOETTE.) *a* After, *c* Stelle des (nicht mit Lumen versehenen) Canalis neurentericus, *ch* Chorda, *d* Darmlumen, *do* Dotter, *g* Gehirnteil des Medullarrohrs, *h* Herz, *l* Leber, *m* Mundbucht, *md* Medullarrohr.

13.—21. Tage, je nach der Temperatur des Wassers. Das ausgeschlüpfte Tier liegt, einem kleinen weißen Würmchen ähnlich, auf dem Boden, und giebt nur von Zeit zu Zeit durch schlagende Bewegungen des Vorderendes sein Leben kund.

Was die Organisation zu dieser Zeit betrifft, so ist zunächst hervorzuheben, daß in dem Medullarrohr das Lumen ausgebildet ist, und daß dasselbe im Gehirnteil erweitert ist, und die primären Teile des Gehirns (Vorderhirn, Mittelhirn, Nachhirn) schon unterscheidbar sind (Fig. 58). — Die großen Ganglien der Kopfnerven sind schon entwickelt (Fig. 58). Nach KUPFFER geht jedes derselben aus zwei verschiedenartigen Anlagen hervor, erstens aus einer plattenartigen Verdickung des Ektoderms (Plakode), und zweitens aus den an dieselbe herantretenden Zellen des sog. Zwischenstranges, einer ectodermalen Zellmasse, welche längs des Kopfteils der Larve (nach Art der Spinalganglienanlagen) über dem Medullarstrang, zwischen dem Medullarstrang und dem Ektoderm, eingeschoben ist.

Die Anlage des Auges ist eine kleine Augenblase, welche durch einen relativ langen Stil mit dem Gehirn verbunden ist. Die Augenblase bleibt in einiger Entfernung von der Haut und das Auge bildet sich unter der Haut aus. Die Linse entsteht durch eine compacte Einstülpung des Ektoderms, welche bei der eben ausgeschlüpften Larve noch mit der Haut zusammenhängt, aber sich dann gänzlich von derselben abtrennt, um dem tiefer liegenden Augenbecher angefügt zu werden.

Das Gehörbläschen, welches durch eine grubenartige Einsenkung des Ektoderms entstanden ist, hat sich von der Haut abgeschnürt und besitzt nach oben einen Fortsatz, die Anlage des Ductus endolymphaticus (Fig. 58).

Die Nasenanlage ist durch eine flache Grube des Ektoderms dar-

gestellt (Fig. 58 u. 59). Wie Kupffer gezeigt hat, entsteht zuerst eine unpaare Verdickung des Ektoderms, eine unpaare Riechplatte, welche der unpaaren Riechgrube von Amphioxus homolog gesetzt werden kann; an diese unpaare Platte schließen sich seitlich 2 Verdickungen des Ektoderms (Plakoden) an, und die aus den 3 Verdickungen gebildete Platte senkt sich grubenförmig ein (Fig. 59). Es wächst jederseits ein Riechnerv aus der Platte heraus und tritt mit dem Lobus

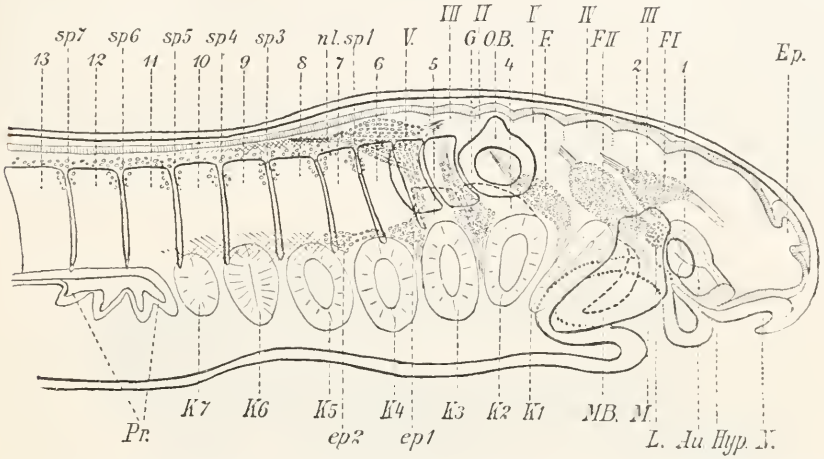


Fig. 58. Reconstruction des Kopfes einer Larve von Petromyzon Planeri, 1 Tag nach dem Ausschlüpfen, 3,5 mm lang, mit 7 Kiementaschen. (Nach Koltzoff.)

Ep Epiphysis cerebri, 1—13 Segmente (Somiten), III—VII Abschnitte des Nachhirns (Neuromeren), *F* I erstes Hauptganglion des Trigeminus, *F* II zweites Hauptganglion des Trigeminus, *F* Facialisganglion, *OB* Ohrbläschen, *G* Hauptganglion des Glossopharyngeus, *V* Vagusganglion, *sp*1—*sp*7 Spinalganglion, *nl* Nervus lateralis, *Pr* Pronephros (Vorniere), K_1—K_7 Kiementaschen, ep_1 und ep_2 das erste und zweite Epibranchialganglion der Vagusgruppe, *MB* Mandibularbogen, *M* Mundbucht, *L* Linse, *Au* Auge, *Hyp* Nasenkanal („Hypophyse"), *N* Nasengrube.

olfactorius der betreffenden Seite in Verbindung[1]). Später entwickelt sich in der Nasenhöhle ein medianes Septum. — Es ist noch zu erwähnen, daß sich von der Nasenhöhle aus eine tiefe Einsenkung bildet, der Nasenkanal. Derselbe wächst unter dem Gehirn nach hinten bis zu dem Infundibulum; er berührt die dorsale Wand des Darmes, aber tritt mit derselben nicht in Verbindung[2]).

1) „Sonach ist Petromyzon nicht rein monorhin, sondern stellt in dieser Hinsicht eine Uebergangsform dar, die zwischen den reinen Monorhinen und den Amphirhinen steht. Rein monorhin ist Amphioxus. Indem bei den Amphirhinen die auch da zuerst auftretende unpaare Riechplakode sich zurückbildet, bevor eine Einstülpung begonnen hat, die paarigen Plakoden isolirt bleiben und sich einzeln einsenken, entsteht die paarige Nase" (Kupffer).

2) Wenn später die Larve in die geschlechtsreife Form sich verwandelt, geht aus diesem Nasenkanal bei Petromyzon fluviatilis und marinus ein geräumiger Sack hervor (blinder Nasensack, Spritzsack). Bei Petromyzon Planeri aber nimmt der Nasenkanal einen drüsigen Charakter an. Da der Nasensack von der Mund- und Kiemenhöhle nur durch eine weiche Wand getrennt ist, wird er bei den periodischen Athembewegungen des Tieres in entsprechender Weise periodisch verengert und erweitert; er dient so als Ventilationsapparat der Nase (Rathke, Joh. Müller, Dohrn 1883). — Von Dohrn und von Kupffer wird der Nasenkanal der Hypophyse homolog gesetzt. — Manche Autoren (Kupffer u. A.) sehen in dem Nasenkanal den Rest einer früheren Mundöffnung; ich gehe auf diese Hypothese nicht ein, da sie mir nicht genügend begründet erscheint (vergl. p. 96).

Am Vorderende des Darmkanals bemerkt man eine ektodermale Einstülpung, die Mundbucht. Dieselbe ist noch nicht in den Darm geöffnet (Fig. 59). — Am Anfang des Kiemendarmes entstehen seitlich 2 große musculöse Schleimhautfalten, welche das Schlundsegel (Velum) bilden. — Am Kiemendarm sind jederseits 7 Ausstülpungen des Epithels vorhanden, welche die Anlagen von Kiemenspalten sind (Fig. 58 u. 59). — Am Mitteldarm bemerkt man die Anlage der Leber; von der Lichtung des Mitteldarmes geht ventralwärts eine Bucht aus, welche in die Masse der Dotterzellen hineinragt (Fig. 57).

Unter dem Kiemendarm liegt im Bereich der ersten 4 Kiemenspalten die Anlage der Glandula thyreoidea; sie hat die Form eines länglichen Sackes, welcher zwischen der zweiten und dritten Kiemenspalte mit dem Kiemendarm in offener Verbindung steht (Fig. 59). Die Art, wie dieser Sack entstanden ist, hat eine besondere Bedeutung;

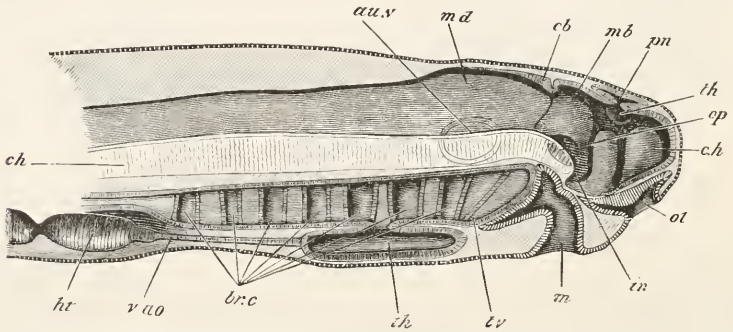


Fig. 59. Schematischer Verticalschnitt durch den Kopf einer Larve von Petromyzon 3 Tage nach dem Ausschlüpfen, 4,8 mm lang. (Nach Balfour.) *au.v* Gehörbläschen (durch die Gewebe durchschimmernd), *md* Nachhirn, *cb* Kleinhirn, *mb* Mittelhirn, *pn* Zirbeldrüse (Epiphyse), *th* Thalamus opticus, *op* Auge (durchschimmernd), *c.h* Großhirn, *ch* Chorda, *ht* Herzkammer, *v.ao* Truncus arteriosus, *br.c* Kiemtentaschen, *th* Thyreoidea, *tv* Gegend des Velums, *m* Mundbucht, *in* Infundibulum, *ol* Nasengrube.

derselbe geht nämlich aus einer am Boden des Kiemendarmes sich einsenkenden Rinne hervor, welche sich vom Kiemendarm abschnürt, und nur an einer Stelle mit ihm in Verbindung bleibt. Die Rinne heißt Hypobranchialrinne und wird dem Endostyl der Tunicaten homolog gesetzt[1]) — An die Mündungsstelle der Glandula thyreoidea schließen sich 2 wimpernde Rinnen an, welche erst nach vorn gehen, und dann am vorderen Rande des ersten Kiemensackes hinter der Anheftungslinie des Schlundsegels nach oben laufen[2]); ferner eine mediane Wimperrinne, welche von der Mündungsstelle aus eine Strecke weit nach hinten zieht (A. Schneider, J. Schaffer).

In den Mesodermstreifen sind zur Zeit des Ausschlüpfens der Larve zahlreiche Ursegmente entwickelt. Im Kopfe geht die Reihe der Ursegmente bis zu dem Ohrbläschen (Fig. 58), und außerdem sind vor dem Ohrbläschen in dem Mesoderm des Kopfes noch 3 Segmente erkennbar. Das erste Segment ist klein, liegt nahe an dem Auge

1) Ich verweise auf die Arbeiten von Dohrn (1885 u. 1887).

2) Manche Autoren nehmen an, daß an der Stelle, wo diese Rinnen verlaufen, früher eine Kiemenspalte sich befunden habe, die Hyobranchialspalte (s. die Arbeiten von Scott, Dohrn, Julin u. A.).

und liefert einen Teil der Augenmuskeln (Fig. 58); das zweite Segment setzt sich in den Mandibularbogen fort (Fig. 58).

An dem äußeren Blatt der Seitenplatten, der Somatopleura, ist die Vorniere entstanden; sie besteht aus den Vornierentrichtern und dem Vornierengang. Die Trichter, von welchen jederseits 3—6 vorhanden sind, beginnen in der Pericardialhöhle (Fig. 60), und führen in den Vornierengang; dieser knäult sich an der Vorniere ein wenig auf und verläuft dann längs der Somatopleura nach hinten, um in den hintersten Teil des Darmkanals einzumünden. Bei den Trichtern der Vorniere ist jederseits ein in die Leibeshöhle vorspringender Glomerulus der Vorniere vorhanden, gebildet durch eine Ausstülpung des Peritoneums, in welche von der Aorta aus eine kleine Arterie eintritt. — Die Entstehung der Vorniere wird von Wheeler (1899) in folgender Weise beschrieben. Die Vornierenkanälchen entstehen als segmentale Ausstülpungen der Somatopleura schon bei frühen Stadien, bei welchen eben der Hohlraum zwischen den Seitenplatten

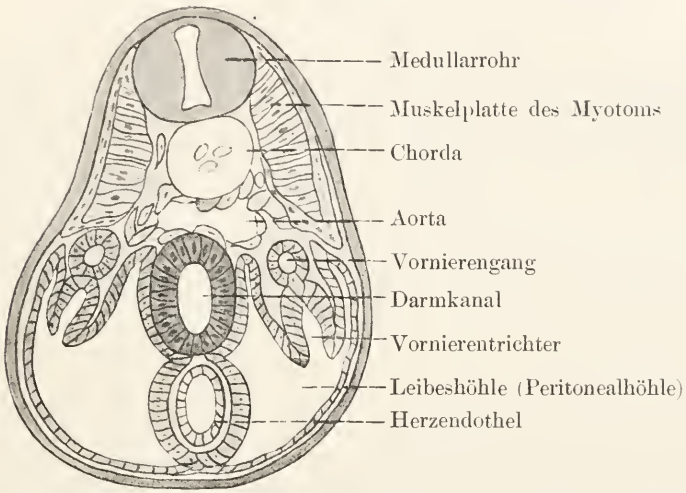


Fig. 60. Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon fluviatilis im Stadium der Fig. 57. (Nach Goette.) Der Schnitt geht durch die Gegend des Herzens und der Vorniere.

erscheint. Es werden 6 Vornierenkanälchen (Trichter) angelegt, von welchen aber die beiden ersten bald verschwinden. Der Vornierengang wird in den auf die Vorniere folgenden Segmenten ebenfalls durch segmentale Ausstülpungen der Somatopleura gebildet, welche denjenigen der Vornierenkanälchen ganz ähnlich sind und welche zur Erzeugung des Ganges zusammenfließen. Weiter hinten entsteht der Vornierengang ebenfalls von der Somatopleura aus durch Abschnürung eines soliden Stranges[1]).

1) Bald nach der Publication von Wheeler erschien eine Arbeit von Hatta (1900), in welcher die Entstehung der Vorniere ebenfalls ausführlich behandelt ist. Die Resultate stimmen mit denjenigen von Wheeler ziemlich gut überein. Nach Hatta werden 6 Vornierenkanälchen gebildet (im 4.—9. Segment); dieselben entstehen als Ausstülpungen der Somatopleura; der betreffende oberste Teil der Seitenplatten ist segmentirt, und können die segmentalen Abschnitte den Nephrotomen

Unter dem Kiemendarm und dem Oesophagus ist die Anlage des Herzens aufgetreten[1]); zur Zeit des Ausschlüpfens des Embryo pulsirt das Herz schon. Es sind aber noch keine Blutkörperchen in den Blutstrom eingetreten; wohl aber hat die Bildung der Blutkörperchen begonnen; dieselben entstehen an der Unterseite des Mitteldarmes, indem da ein Teil der großen dotterhaltigen Zellen durch mehrfache Teilungen in Blutzellen zerfällt[2]).

Auch die Genitalzellen sind zur Zeit des Ausschlüpfens der Larve schon erkennbar: sie liegen in der hinteren Hälfte des Embryo jederseits in dem Mesoderm der Seitenplatten nahe an dem dorsalen Mesenterium (Goette); sie sind durch beträchtliche Größe und durch großen Gehalt an Dotterplättchen ausgezeichnet. Wheeler beschreibt, wie die Genitalzellen schon bei jüngeren Embryonen sich zeigen, indem sie zu der Zeit, wenn die Mesodermstreifen von der Masse der Dotterzellen sich abspalten, als große dottergefüllte Zellen in den Mesodermstreifen auffallen.

Die Organe der Larve und die Metamorphose.

Nach dem Ausschlüpfen der Larve schreitet die Entwickelung der Organe rasch voran. Die Dotterplättchen in den Zellen werden allmählich resorbirt und die Larve wird infolgedessen durchsichtiger. Bei der besseren Ausbildung der Musculatur wird die Larve befähigt umherzuschwimmen, liegt aber gewöhnlich ruhig am Boden, mit Vorliebe an einer dunklen Stelle. — Wenn der Schwanzteil in die Länge wächst, entwickelt sich am Schwanz median ein continuirlicher Flossensaum oben und unten (Tafel I, Fig. 6). — Die Oberlippe wächst stark nach vorn vor, und die Oeffnung der Mundbucht, welche bisher nach unten gerichtet war, ist nun mehr nach vorn gerichtet (Fig. 61). Die Nasengrube, welche an der Unterseite des Kopfes entstanden ist (Fig. 59), wird dabei nach oben verschoben und liegt nun dorsal

der Selachier homologisirt werden. Die Vornierenkanälchen fließen an ihrem äußeren Ende zu dem Sammelrohr zusammen, welches den Anfang des Vornierenganges darstellt. In den folgenden Segmenten werden ähnliche segmentale Ausstülpungen der Somatopleura angelegt, dieselben schnüren sich aber vom Peritonealepithel ab, und bilden, indem sie zusammenfließen, den Vornierengang. Vom 20. Segment an wird die Anlage des Vornierenganges in jedem Segment nur durch wenige Zellen gebildet. Eine Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges ist nur am äußersten Ende desselben möglich, wo der Kanal am After am Uebergang vom Ektoderm zum Entoderm mündet. Von den Vornierenkanälchen gehen das erste, das zweite und das sechste bald zu Grunde. Von den Gefäßen, welche zu den Vornierenkanälchen gehören, vergrößert sich nur ein Paar (dasjenige des fünften ursprünglichen Vornierenkanälchens) zu einem wirklichen Glomerulus.

1) Das Herz entsteht zu der Zeit, wenn die Seitenplatten ventral unter dem Vorderdarm zusammentreffen; die Endothelzellen des Herzens erscheinen in dem ventralen Mesenterium zwischen den ventralen Rändern der Seitenplatten (Fig. 57); nach Shipley und nach Owsjannikow stammen dieselben von den Seitenplatten her und sind also mesodermaler Herkunft, nach Goette aber sind sie vom Vorderdarm abgelöst und gehören also dem Entoderm zu. Wheeler giebt an, daß die Blutgefäße als Spalträume zwischen Entoderm und Mesoderm entstehen und anfangs keine endotheliale Auskleidung besitzen; die endotheliale Auskleidung des Herzens und der Gefäße werde durch amöboide Wanderzellen gebildet.

2) Ich folge hier den Beobachtungen von Goette, welcher bei Petromyzon die Bildung der Blutzellen ebenso fand, wie bei Amphibien; in beiden Fällen stammen die Blutzellen von den entodermalen Dotterzellen ab. Ich werde bei den Amphibien erörtern, daß diese entodermale Entstehung der Blutzellen nach meiner Ansicht aus einer mesodermalen Entstehung abzuleiten ist.

(Fig. 61). Ihre Oeffnung wird bewimpert und verengert sich. — Das Stomodaeum tritt in offene Verbindung mit der Kiemenhöhle. Am Uebergang zur Kiemenhöhle tritt in der Mundhöhle ein Ring von Papillen auf (Fig. 61). Die Reihe der Papillen setzt sich an der Unterseite der Oberlippe nach vorn fort. — Die entodermalen Kiementaschen erweitern sich und ihre Wand faltet sich, um die Kiemenblätter zu bilden. Später brechen die kleinen äußeren Oeffnungen der Kiemensäcke durch.

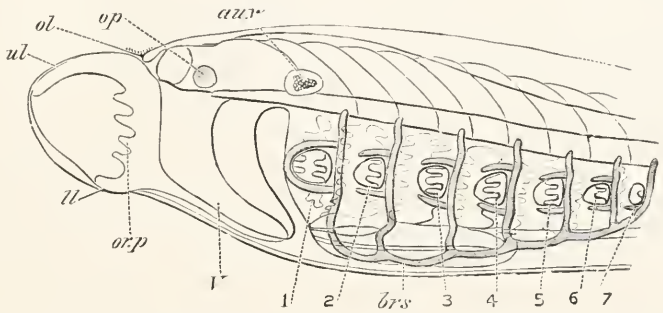


Fig. 61. Kopf einer 6 Wochen alten Larve von Petromyzon Planeri. (Nach Max Schultze, aus Balfour.) *au.v* Gehörblase, *op* Augenblase, *ol* Riechgrube, *ul* Oberlippe, *ll* Unterlippe, *or.p* Papillen an der Seite der Mundhöhle, *v* Velum (der Verweisungsstrich sollte bis zu der nächsten Linie hinaufgehen), *br.s* Kiemenskelet, 1—7 Kiemenspalten (äußere Oeffnungen der Kiemensäcke).

Neben dem Vorderende der Chorda erscheinen die basalen Teile des Knorpelschädels (die sog. Trabekel). Auch das knorpelige Kiemenskelett tritt auf, zunächst in der Weise, daß in jedem Kiemenbogen ein Knorpelstab verläuft (Fig. 61).

Am Darm bemerkt man eine schwach einspringende Falte, welche sich um den Darm windet, einen Teil einer Spiraldrehung bildend; sie entspricht offenbar jener Falte, welche bei Selachiern und Ganoiden die Spiralklappe erzeugt. — Die Leberbucht teilt sich in 3 Lappen, von welchen die Bildung des Lebergewebes ausgeht. Aus dem Mündungsteil der Leberbucht entsteht ein Gallengang und an diesem bildet sich eine Gallenblase. Der Gallengang mündet anfangs von der Ventralseite her in den Darm, die Mündungsstelle verschiebt sich aber nach der rechten Seite, dann auf die Oberseite und schließlich auf die linke Seite des Darmes (Goette, Brachet). Ein Pankreas kommt nicht zur Ausbildung. Kupffer hat die Anlage des Pankreas beschrieben als eine drüsige Wucherung, welche an der Dorsalseite des Darmes über der Leberbucht erscheint. Aber die Existenz dieser Pankreasanlage wird von Brachet (1897) vollkommen in Abrede gestellt.

Das Gefäßsystem der Larve ist demjenigen junger Knochenfische sehr ähnlich und zeigt überhaupt die charakteristischen Teile des primitiven Gefäßsystems der Wirbeltiere; auf der Tafel sind in Fig. 6 (nach Max Schultze) die Gefäße einer Larve dargestellt, welche seit 11 Tagen ausgeschlüpft ist. — Das Herz besteht aus dem Sinus venosus, dem Atrium, dem Ventrikel und dem Bulbus arteriosus. Es sind jederseits 8 Kiemenbögen vorhanden und außerdem ein Gefäß von wahrscheinlich derselben Natur in der Gegend des Velums (Balfour). Die Kiemenbögen vereinigen sich zu der Aorta, welche nach vorn

in den Kopf ein Paar dünne Aestchen entsendet und unter der Chorda nach hinten läuft bis zur Schwanzspitze. Die Aorta giebt eine Arteria mesenterica ab, welche zur Leber und zum Darm geht, ferner zahlreiche Gefäße, welche zwischen den Somiten verlaufen (Intersegmentalgefäße), und schließlich einige kleine Gefäße, welche den Darm umgreifen und in die Subintestinalvene führen. An der Schwanzspitze biegt die Aorta um und bildet die Cardinalvene (Stammvene), welche unter der Aorta nach vorn geht. Dieselbe teilt sich in die rechte und linke Cardinalvene, welche sich am Sinus venosus mit den beiden vorderen Cardinalvenen jederseits zu einem kurzen Ductus Cuvieri vereinigen, der in den Sinus venosus mündet (Tafel I, Fig. 6). Die Vena subintestinalis löst sich in der Leber in Capillaren auf [1]), aus welchen das Blut durch 2 kurze Lebervenen in den Sinus venosus gelangt.

Bei der Larve entsteht die Urniere (der Mesonephros); nach völliger Ausbildung derselben geht die Vorniere (der Pronephros) zu Grunde. Die Kanälchen der Urniere entstehen nach Wheeler in folgender Weise. Zuerst bildet sich eine Verdickung der Somatopleura und daraus geht ein solider Zellenzapfen hervor, welcher sich an seinem vorwachsenden Ende mit dem Vornierengang verbindet; darauf schnürt sich die Anlage des Kanals an dem anderen Ende von der Somatopleura ab, und es entsteht bei diesem abgelösten Ende ein Glomerulus; die Kanälchen der Urniere beginnen also mit einem Malpighi'schen Körper und münden in den Vornierengang. Die Urniere wandert bei der Larve eine Strecke weit von vorn nach hinten, indem an dem vorderen Ende die Kanälchen zu Grunde gehen und am hinteren Ende neue Kanälchen entstehen. — Zur Zeit, wenn die Vorniere rückgebildet wird, obliterirt der Vornierengang zwischen der Vorniere und der Urniere und der vordere Teil desselben geht zu Grunde.

Die Vornierengänge (Urnierengänge) münden anfangs in den Enddarm. Wenn die Larven der Metamorphose nahe sind, wird in der Cloake der hintere Teil abgetrennt und bildet den Urogenitalsinus; derselbe mündet also hinter dem Anus. Der Urogenitalsinus nimmt nicht nur die Urnierengänge auf, sondern enthält auch die Genitalporen, durch welche die Geschlechtsproducte entleert werden (p. 74).

Die Larven von Petromyzon Planeri waren unter dem Namen Ammocoetes branchialis beschrieben, ehe man wußte, daß sie die Jugendformen von Petromyzon sind; August Müller erzog im Jahre 1856 die Larven aus den Eiern und entdeckte so den Zusammenhang zwischen Ammocoetes branchialis und Petromyzon Planeri. Der deutsche Name für die Larven ist Querder. Die Larven erreichen eine Länge von 18—20 cm. Sie leben 3—4 Jahre, und dann vollzieht sich die Umwandlung (Metamorphose) in wenigen Wochen während des Spätjahres oder Winters.

Von den Veränderungen, welche bei der Metamorphose vor sich gehen, sind folgende die wichtigsten. Während bei Ammocoetes der Mund von einer hufeisenförmigen Oberlippe bedeckt ist und keine Zähne enthält, hat Petromyzon einen kreisförmigen Saugmund, in welchem sich zahlreiche Reihen von Hornzähnen befinden [2]). Bei Ammocoetes

1) Bei jungen Larven teilt sich die Subintestinalvene an der Leber in einen rechten und einen linken Ast; es bleibt aber nur der rechte Ast als Pfortader erhalten (Goette).

2) Die Zähne der Petromyzonten sind von den Zähnen höherer Wirbeltiere

liegt das Auge in der Tiefe unter der Haut, bei Petromyzon befindet es sich an der Oberfläche. Bei Ammocoetes ist am Rücken und Schwanz ein continuirlicher medianer Flossensaum vorhanden, bei Petromyzon ragt die Rückenflosse weiter vor und ist in 2 Teile zerlegt. Bei Ammocoetes geht der Kiemendarm an seinem Hinterende in den Oesophagus über [1]; bei Petromyzon ist der Kiemendarm an seinem Hinterende geschlossen und liegt unter dem Oesophagus (Fig. 62); der Eingang in den neugebildeten Oesophagus ist unmittelbar vor dem Velum [2]. — Die bei Ammocoetes vorhandene Gallenblase verliert während der Metamorphose ihre Lichtung (durch Wucherung des Epithels und des umgebenden Bindegewebes); sie verschwindet allmählich ganz. Auch der Gallengang obliterirt und wandelt sich in einen Haufen von Follikeln um (Nestler, 1890). — Auch die Knorpelteile des Schädels und des Kiemenskelettes erfahren während der Metamorphose beträchtliche Veränderungen.

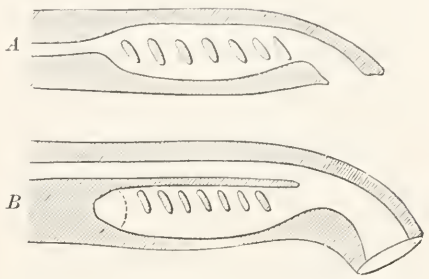


Fig. 62. Schematische Längsschnitte durch den Kopf von Ammocoetes *A* und Petromyzon *B*. (Nach Wiedersheim.)

Litteratur über die Entwickelung der Petromyzonten.

Ahlborn, F., *Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39, 1883.*

— *Ursprung und Austritt der Hirnnerven der Petromyzonten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40, 1884.*

— *Ueber die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Ebenda.*

Bochm, A. A., *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 32, 1888.*

Brachet, A., *Sur le développement du foie et sur le pancréas de l'Ammocoetes. Anat. Anz., Bd. 13, 1897, p. 621—636.*

Bujor, M. P., *Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. Revue biologique du Nord de la France, 3. et 4. Année, Lille 1891.*

ganz verschieden; sie sind durch kleine Epidermiszapfen gebildet, deren oberste Zellenschichten durch Verhornung eine feste Kappe erzeugen. Ich verweise auf die Untersuchung von Jacoby (1894).

1) Bei Petromyzon sind ebenso wie bei Ammocoetes 7 Kiemenspalten vorhanden; bei Ammocoetes münden dieselben jederseits in einer Längsrinne des Kopfes.

2) A. Schneider gab an, daß der über dem Kiemendarm hinziehende Oesophagus zur Zeit der Metamorphose dadurch entsteht, daß ein solider Zellenstrang über dem Kiemendarm bis zum Velum nach vorn wächst. Nestler (1890) zeigte, daß dieser Zellenstrang längs des Kiemendarms als eine leistenförmige Wucherung des Epithels des Kiemendarms angelegt wird; die Leiste schnürt sich von hinten nach vorn als solider Strang ab und bildet das Epithel des Oesophagus; die Bildung des Lumens geht ebenfalls von hinten nach vorn. Es ist zu vermuten, daß im Laufe der phylogenetischen Entwickelung die Einmündung des Oesophagus in den Kiemendarm immer weiter nach vorn rückte, oder daß oben an dem Kiemendarm eine Längsrinne sich abtrennte, welche zur Verlängerung des Oesophagus diente.

Calberla, E., *Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, 1877.*

— *Zur Entwickelung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morphol. Jahrb., Bd. 3, 1877.*

Dean, B., *and* **Sumner, F. B.,** *Notes on the Spawning Habits of the Brook Lamprey (Petromyzon Wilderi). Transactions N. Y. Acad. Sc., Vol. 16, 1897.*

Dohrn, *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers:*

— *Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon. Mitth. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 3, 1883.*

— *Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei Petromyzon Planeri. Ebenda Bd. 5, 1884.*

— *Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und den Tunicaten. Ebenda Bd. 8, 1885.*

— *Thyreoidea, Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Amphioxus und den Tunicaten. Ebenda Bd. 12, 1887.*

— *Ueber Nerven und Gefäfse bei Ammocoetes und Petromyzon Planeri. Ebenda Bd. 13, 1888.*

Ebner, V. v., *Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwickelung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1896.*

Eycleshymer, A. C., *The early development of Amblystoma with observations on some other Vertebrates. Journal of Morphology, Vol. 10, Boston 1895 (Furchung von Petromyzon marinus).*

Goette, Alexander, *Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Tiere, 5. Heft, Entwickelungsgeschichte des Flufsneunauges (Petromyzon fluviatilis), Hamburg und Leipzig 1890.*

Hatta, S., *On the Formation of the Germinal Layers in Petromyzon. Journal of the College of Science, Imperial University, Japan, Bd. 5, 1891.*

— *On the Development of Pronephros and Segmental Duct in Petromyzon. Ebenda Bd. 13, 1900.*

Hatschek, *Metamerie des Amphioxus und Ammocoetes. Verh. d. anat. Gesellsch. in Wien 1892.*

Herfort, Karl, *Der Reifungsprozefs im Ei von Petromyzon fluviatilis. Anat. Anz., Bd. 8, 1893, No. 21 u. 22.*

— *Die Conjugation und die erste Furchungsspindel im Ei von Petromyzon fluviatilis. Anat. Anz., Bd. 16, 1899, p. 369—376.*

— *Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 57, 1900, No. 54—94.*

Herms, E., *Ueber die Bildungsweise der Ganglienzellen im Ursprungsgebiete des N. acustico-facialis bei Ammocoetes. Diss. München 1884.*

Jacoby, M., *Die Hornzähne der Cyclostomen nach Untersuchungen an Myxine glutinosa, Petromyzon fluviatilis und marinus. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 43, 1894.*

Julin, Charles, *Le système nerveux grand sympathique de l'ammocoetes. Anat. Anz., Bd. 2, 1887.*

— *Des origines de l'aorte et des carotides chez les poissons Cyclostomes. Anat. Anz., Bd. 2, 1887, p. 228—238.*

— *Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux périphérique de l'Ammocoete. Arch. de Biologie, Bd. 7, 1887.*

Kaensche, C. C., *Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Zool. Beitr. v. Anton Schneider, Bd. 2, Heft 3, 1890 (Histol. Detail).*

Koltzoff, N. K., *Metamerie des Kopfes von Petromyzon Planeri. Anat. Anz., Bd. 16, 1899, p. 510 f.*

Kupffer, C. v., *Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 35, 1890.*

— *Ueber das Pankreas bei Ammocoetes. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. zu München 1893, p. 37—58.*

— *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 3. Heft. Entwickelung der Kopfnerven von Ammocoetes Planeri. München 1895.*

— *Ueber Monorhinie und Amphirhinie. Sitzungsber. d. math.-phys. Kl. d. k. Akademie, München 1894.*

— *Ueber die Entwickelung des Kiemenskeletts von Ammocoetes etc. Verh. d. Anat. Ges. in Basel, 1895, p. 105—122.*

Kupffer *und* **Benecke,** *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Festschrift für Theodor Schwann, Königsberg 1878.*

Lwoff, Basilius, *Ueber die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren. Biolog. Centralbl. Bd. 13, 1893, p. 42—47.*

Mayer, Friedrich, *Das Centralnervensystem von Ammocoetes. Anat. Anz, Bd. 13, 1897 (betrifft die Leitungsbahnen).*

Mc Clure, *Notes on the early stages of segmentation in Petromyzon marinus. Zool. Anz., Bd. 16, 1893.*
Müller, Aug., *Ueber die Entwickelung der Neunaugen. Müllers Arch. 1856.*
— *Ueber die Befruchtungserscheinungen im Ei der Neunaugen. Verh. d. Königsberger phys.-ökon. Ges., 1864.*
Müller, Wilhelm, *Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr., Bd. 9, 1875, p. 94—130.*
Neal, H. V., *The development of the Hypoglossus Musculature in Petromyzon and Squalus. Anat. Anz., Bd. 13, 1897, p. 441—463.*
Nestler, K., *Beiträge zur Anatomie und Entwickelung von Petromyzon Planeri, Arch. f. Naturgesch., 56. Jahrg., 1890 (Diss. Leipzig).*
Neumayer, L., *Zur vergleichenden Anatomie des Kopfskelettes von Petromyzon Planeri und Myxine glutinosa. Münchener medic. Abhandl., Heft 74, München 1898.*
Nuel, *Quelques phases du dévcl. du Petromyzon Planeri. Arch. d. Biol., T. 2, 1881 (betrifft hauptsächlich die Gastrulation).*
Owsjannikow, Th., *Zur Entwickelungsgeschichte des Flußneunauges. Vorl. Mitt. Bulletin de l'Acad. d. Sciences de St. Pétersbourg, T. 13, 1889.*
Rathke, H., *Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. 4. Abteilung. Bemerkungen über den inneren Bau von Ammocoetes branchialis und Petromyzon Planeri. Neueste Schr. d. naturf. Ges., Danzig 1827.*
Schaffer, J., *Zur Kenntnis des histologischen und anatomischen Baues von Ammocoetes. Anat. Anz., Bd. 10, 1895, p. 697—708 (betrifft die Kiemenhöhle).*
Schneider, Anton, *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879. Ammocoetes und Petromyzon, p. 34—101.*
Schultze, Max. S., *Die Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Preisschrift, Haarlem 1856.*
Scott, W. B., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrb., Bd. 7, 1882, p. 101—173.*
— *Notes on the development of Petromyzon. Journ. Morphol., Vol. 1, 1889, p. 101—172.*
Shipley, A. E., *On some points in the development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. Micr. Sc, Vol. 27, 1887.*
Wheeler, W. M., *The development of the Urogenital Organs of the Lamprey. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 13, 1899.*
Wiedersheim, R., *Morphologische Studien I. Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon Planeri. Jena 1880.*
— *Grundriss der vergleichenden Anatomie. 4. Aufl., Jena 1898.*

2. Abschnitt: **Myxinoiden**, Inger.

Die Entwickelung von Bdellostoma stouti.

Die wichtigsten Schriften sind für die Eibildung diejenigen von Doflein und von Cunningham, für die Embryonalentwickelung diejenigen von Dean (1897) und Doflein (1898).

Unter den Myxinoiden ist nur die Entwickelung von Bdellostoma stouti Lockington (= B. dombeyi Lac.) bekannt geworden. Die Eier dieses Fisches wurden zuerst von Price an der Küste von Californien in der Bucht von Monterey gefunden; Dean und Doflein, welche die Eier und die Embryonalentwickelung eingehend beschrieben, haben ihr Material auch da gesammelt[1]). — Die Tiere leben am Meeresgrund meist in einer Tiefe von 10—40 m, seltener in größerer Tiefe. Sie dringen oft als Parasiten in die Leibeshöhle von lebenden oder toten Fischen ein und fressen dieselben aus; sie können aber auch an der Angel gefangen werden. — Die Befruchtung findet wahrscheinlich in der Weise statt, daß die beiden Individuen sich aneinander ansaugen und sich umschlingen,

1) Die Conservirung geschah an der marinen biologischen Station in Pacificgrove, welche zu der Universität in Palo Alto gehört und auf einer Stiftung beruht (Hopkins Laboratory of the Leland Stanford Jr. University).

worauf das Weibchen die Eier entleert und das Männchen das Sperma über dieselben ergießt[1]). Die austretenden Eier (gewöhnlich sind es 15 bis 25) hängen sich durch ihre Hakenapparate aneinander und sind in eine große Schleimmasse eingebettet; der zähe Schleim ist von der Haut der elterlichen Tiere und von den sog. Schleimsäcken derselben

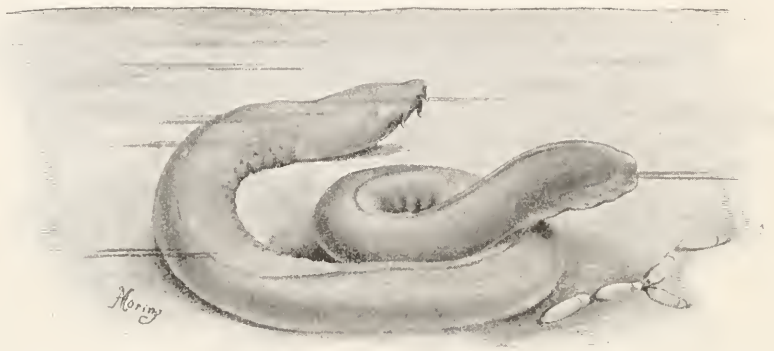


Fig. 63. Bdellostoma stouti mit Eiern, welche an ihren Enden mittels der Hacken zusammenhängen. (Nach Doflein.)

abgesondert[2]) — Es findet eine Art Brutpflege statt, indem das Weibchen nicht aus der Schleimmasse herausschlüpft, sondern von dem Schleim mit den Eiern umgeben ist; die eierhegenden Weibchen liegen an geeigneten Stellen des Meeresgrundes in Scharen bei einander. — Die Fortpflanzung findet fast das ganze Jahr hindurch statt, aber hauptsächlich im Sommer; im Juli werden die jungen Stadien am häufigsten gefunden.

Das Ei hat eine längliche Form, ähnlich einer Banane oder Gurke. Die Länge beträgt 2—3 cm, die Breite etwa 7—8 mm. Es ist von einer derben gelblichen Membran umschlossen, welche nach der Eiablage bei der Berührung mit dem Seewasser erhärtet und eine hornartige Festigkeit erhält. Diese Membran wird in dem Ovarium von den Follikelzellen abgeschieden und besteht aus zwei Schichten, einer inneren, welche homogen ist, und einer äußeren, welche radiär gestreift erscheint, da sie aus aneinandergefügten schmalen Prismen zusammengesetzt ist. Der obere Teil der Eimembran löst sich später als Deckel ab, und die Trennungslinie des Deckels wird schon bei der Entstehung der Eimembran vorgebildet („Opercularring"). An jedem Pole der Eimembran

1) Bei Bdellostoma werden die Männchen in mindestens gleicher Zahl gefunden wie die Weibchen und erreichen auch dieselbe Größe wie diese. Bei Myxine aber sind die Männchen selten. Von einigen Autoren (Cunningham, Fridtjof Nansen) ist beobachtet worden, daß im vorderen Teil der Gonade junger männlicher Exemplare von Myxine unreife Eizellen vorkommen, und wurde darauf die Theorie gegründet, daß bei Myxine ein protandrischer Hermaphroditismus besteht, (d. h. die Individuen zuerst männliche und später weibliche Geschlechtszellen entwickeln). Dean hat aber darauf hingewiesen, daß das Vorkommen unreifer Eizellen im Hoden junger Tiere kein Beweis für protandrischen Hermaphroditismus ist, da es auch bei getrennt geschlechtlichen Species (bei Petromyzon, manchen Teleostiern und Amphibien) angetroffen wurde.

2) In dem Schleim sind zähe Fäden enthalten, welche zu Knäueln aufgewickelt in den Zellen der Haut und in den Schleimsäcken producirt werden (Doflein).

befindet sich eine Anzahl feiner starrer Fortsätze („Polhaken"), welche an ihrem Ende in der Weise verbreitert sind, daß sie mit 4-hakigen Ankern große Aehnlichkeit haben (Fig. 64); ihre Länge beträgt 5—7 mm, ihre Zahl an einem Pol meist 30—50.

Diese Fortsätze sind dadurch gebildet, daß sich während der Eientwickelung das Follikelepithel, welches die Schale abscheidet, entsprechend der Form der Fortsätze zu tiefen engen Buchten ausgestülpt hat. — Am animalen Pole des Eies, in der Mitte zwischen den Fortsätzen liegt die Micropyle, ein enger Kanal, welcher in der Mitte seines Verlaufes ein wenig erweitert ist (Fig. 65). Während der Bildung der Eischale wird derselbe dadurch offen gehalten, daß ein Fortsatz vom Follikelepithel an dieser Stelle bis zur Eizelle durchgeht.

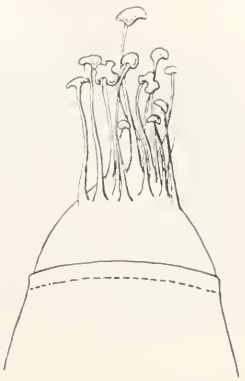


Fig. 64. Oberer Teil eines Eies von Bdellostoma stouti mit Opercularring und Polhaken. (Nach Doflein.)

Die Eizelle ist beinahe ebenso groß wie die Schale, so daß der Zwischenraum zwischen Ei und Schale nur gering ist. Die Farbe des Eies ist hellgelb. Der Dotter enthält elliptische und runde Dotterplättchen. An dem animalen Pole des Eies unter der Micropyle liegt eine Keimscheibe, welche den weiblichen Kern enthält (Fig. 65) und in welcher die Befruchtung stattfindet. Die Keimscheibe ist frei von Dotterplättchen und enthält nur feine Dotterkörnchen; ihre Farbe ist heller als das übrige Ei.

Die Furchung ist meroblastisch und discoidal; sie verläuft in ähnlicher Weise wie bei den Knochenfischen, aber ist im Einzelnen noch

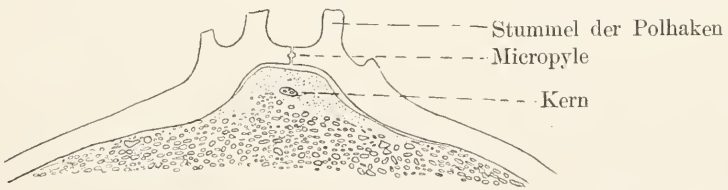


Fig. 65. Oberer Teil eines Eies von Bdellostoma stouti im Längsschnitt. (Nach Doflein.) Die Polhaken sind abgeschnitten.

nicht vollständig beobachtet. — Bei der 1. Teilung tritt eine Furche auf der Keimscheibe auf, bei der 2. Teilung eine 2. Furche, welche annähernd senkrecht zur 1. geht (Fig. 66). Bei der 3. und 4. Teilung wird nicht mehr ganz die zu erwartende Zahl der Furchen gefunden, vermutlich deswegen, weil die Zellen viel Dotter enthalten, und folglich die Teilung bei einigen Zellen sich beträchtlich verzögert. Die Oberflächenbilder dieser Stadien sind in Fig. 66 dargestellt. Die ersten verticalen Kernteilungen finden wahrscheinlich bei der 5. Teilung statt (wie bei vielen Knochenfischen und Ganoiden).

In der weiteren Furchung kommt es zur Bildung eines Periblastes, welcher in derselben Weise entsteht, wie bei der Furchung der Teleosteer und anderer meroblastischer Vertebraten. Von dem Anfang

der Furchung an hängen die peripheren Zellen des Blastoderms und die untersten Zellen desselben continuirlich mit dem Dotter zusammen; bei ihrer Teilung werden mehrmals Blastomeren abgeschnürt und nachher fließen die mit dem Dotter zusammenhängenden Zellen zusammen und bilden den Periblast; man sieht in Fig. 67 die Schicht des

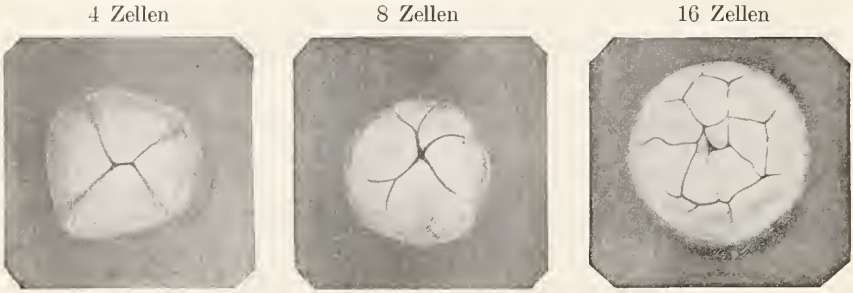


Fig. 66. Furchungsstadien von Bdellostoma stouti. (Nach Dean.)

Periblastes mit den Kernen; darüber liegt eine Schicht flacher Zellen, deren Herkunft und Bedeutung nicht klargestellt ist; ich vermute, daß sie ein Dotterepithel ist, ähnlich dem Dotterepithel der Selachier.

Das Blastoderm bildet am Ende der Furchung eine Haube, welche den animalen Pol des Eies überdeckt und von da mehr und mehr über das Ei herabwächst. Ein Blastocöl ist nicht beobachtet worden.

Das Herabwachsen des Blastoderms geschieht nicht auf allen Seiten gleichmäßig, sondern schreitet auf einer Seite beträchtlich stärker vor (s. Fig. 1 der Tafel). Auf dieser Seite ist der Rand der Blastodermhaube dicker als am übrigen Umfang; es ist hier der hintere Blastodermrand, an welchem die Gastrulation vor sich geht. Es tritt an dem verdickten Rand eine Trennung in 2 Schichten ein (Fig. 67), von welchen die obere peripherwärts weiterwächst, während die untere centralwärts vordringt; die letztere ist als eingestülpte Schicht anzusehen und bildet Entoderm und Mesoderm. Eine Gastralhöhle ist zur Zeit der Gastrulation nicht vorhanden (ebenso wie bei den Teleosteern).

Die Anlage des Embryo erscheint ebenda wo die untere Schicht gebildet ist, also am hinteren Rand der Blastodermscheibe. Die Embryonalanlage verlängert sich, während das Blastoderm weiter über das Dotter herabwächst (Fig. 2 der Tafel).

Im Ektoderm differenzirt sich längs der Embryonalanlage eine Medullarplatte, welche sich im Stadium der Fig. 2 der Tafel schon zum Medullarrohr entwickelt hat. Die Medullarplatte bildet nicht einen soliden kielartigen Strang wie bei den Petromyzonten und bei den Knochenfischen, sondern das Medullarrohr wird hohl angelegt, in ähnlicher Weise wie bei den Amphibien. Nur am hintersten Teil des Embryo ist die Medullaranlage wahrscheinlich solid wie bei den Knochenfischen [1]). — Die Gehörblase entsteht als eine offene Grube des Ektoderms, welche sich einsenkt und vom Ektoderm abschnürt.

1) Ich schließe dies aus den von Doflein und von Dean gegebenen Abbildungen und aus der Bemerkung von Dean: „It is not certain that in the posterior portion of the neural canal the lumen owes its origin to neural folds". — Ein Canalis neurentericus ist folglich wahrscheinlich nicht vorhanden. Die helle Stelle, welche

Während die Umwachsung gegen den vegetativen Pol hin fortschreitet, bildet sich hinter dem Schwanzende des Embryo eine nahtartige Vereinigung der Blastoporusränder (Fig. 3 der Tafel). Diese

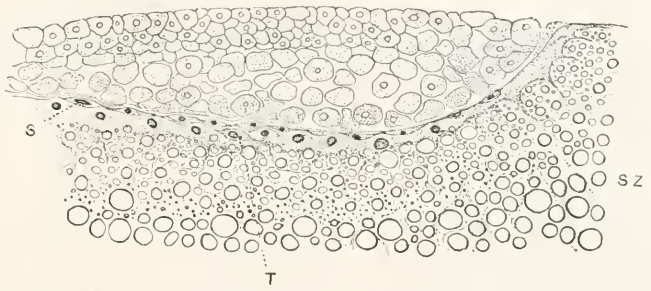


Fig. 67. Sagittalschnitt durch den Embryonalteil des Blastodermrandes (die dorsale Blastodermlippe) von Bdellostoma stouti. (Nach Dean.) *S* Zellen an der Oberfläche des Periblastes, *T* Kerne im Periblast, *SZ* Dotter.

Nahtbildung stellt theoretisch einen Teil des Blastoporusschlusses dar. Der Rest des Blastoporus schließt sich am vegetativen Pole des Eies oder in dessen Nähe: hier findet die letzte Vereinigung der Umwachsungsränder statt, und wird so das Dotterloch bedeckt.

Fig. 68 zeigt den Kopf eines Embryo, welcher ein wenig jünger ist als der in Fig. 3 der Tafel abgebildete und bei welchem die Umwachsung des Dotters auch nahezu beendet war. In der Mittellinie verläuft der Gehirnteil des Medullarrohres durch den Kopf hindurch [1]). Neben dem Medullarrohr bemerkt man die ziemlich kleinen Augenblasen und weiter hinten die etwas größeren Ohrbläschen. Hinter dem Ohrbläschen sieht man den Beginn der Reihe der Ursegmente. Seitlich an dem Kopf bemerkt man die Kiemenspalten; es sind in diesem Stadium 7—8 Kiemenspalten gebildet. Die vorderste derselben, welche dem Spritzloch der Selachier entspricht, entfernt sich allmählich von den anderen Spalten und verschwindet dann völlig; die folgenden Kiemenspalten erhalten sich, und ihre Zahl wächst allmählich durch Bildung neuer Spalten auf 13—14 Spalten an, wie sie das erwachsene Tier besitzt. Die äußeren Taschen, welche an jeder Kiemenspalte hereinwachsen, um sich mit der entodermalen Anlage der Kiemenspalte zu verbinden, verlängern sich später zu den Röhren, durch welche die Kiemensäcke der Myxinoiden nach außen münden.

Die Augen sind bei den vorliegenden Embryonen stets von auffallender Kleinheit. Die Augenanlage entsteht in derselben Weise wie bei anderen Vertebraten aus dem Vorderhirn. Aber eine Linse und eine Iris werden nicht gebildet, auch Augenmuskeln wurden nicht

---

Dean als unteres Ende des Canalis neurentericus bezeichnet, ist vermutlich die Kupffer'sche Blase (vgl. die Verhältnisse bei den Teleosteern) Doflein erwähnt ausdrücklich, daß am Schwanzende eine große Kupffer'sche Blase vorhanden ist.

1) Sehr häufig ist das Medullarrohr zu dieser Zeit in der Gegend des 4. Ventrikels in vielfache hin- und hergehende Windungen gebogen, was aber bei dem abgebildeten Embryo nicht der Fall war. Ferner ist am Hinterhirn oft eine Gliederung (Neuromerie) sichtbar, welche aber zu den späteren segmentalen Nerven keine Beziehung hat. Die Entwickelung des Gehirns und der Gehirnnerven ist neuerdings (1900) von Kupffer beschrieben worden und muß ich auf seine Darstellung verweisen (s. das Litteraturverzeichnis).

beobachtet (Dean). Nach Doflein tritt vorübergehend eine Linsenanlage auf, welche bald wieder verschwindet; die Augenblase buchtet sich ohne eine Linse ein.

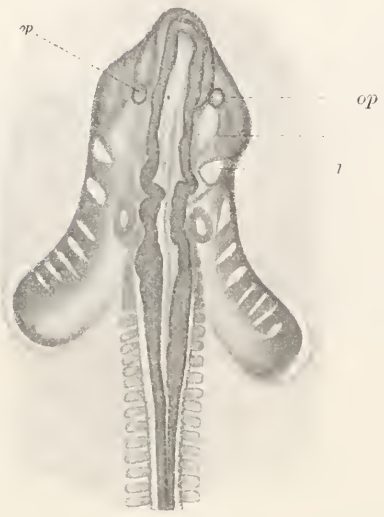


Fig. 68. Kopf eines Embryo von Bdellostoma stouti mit 7—8 Kiemenspalten. (Nach Dean.) *op* Auge, *I* 1. Kiemenspalte.

Die erste Anlage der Nase ist eine flache Einsenkung des Ektoderms an der Unterseite des Kopfes. In einem späteren Stadium besteht die Nase aus 2 Nasenhöhlen, welche durch eine mediane Scheidewand getrennt sind, und wird jede Hälfte der Nase durch secundäre Falten in 3—4 Abteilungen zerlegt (Price). An die Nase sich anschließend entsteht über dem Schlund ein Kanal, welcher vorn mit der Nase, hinten mit dem Schlund in Verbindung steht. Es ist der Nasenrachengang: Kupffer bezeichnet ihn als Hypophysenkanal. Nach Kupffer's Darstellung wird derselbe durch vorwachsende Falten von dem Lumen des Schlundes abgeschnürt; jedoch scheint mir die Entwickelung dieses Kanals noch nicht ganz klargestellt zu sein.

Die erste Anlage des Herzens zeigt sich bei jungen Embryonen [2]) vorn vor der Spitze des Kopfes zwischen den beiden Pericardialhöhlen, welche nicht nur seitlich am Kopf hervortreten, sondern auch weiter vorn sich ausdehnen. Später wächst der Kopf über die ganze Pericardialhöhle hinweg, und so kommt das Herz unter den Kopf und hinter die Kiemengegend zu liegen [3]). Es mag erwähnt werden, daß auch bei manchen Knochenfischen das Herz vorn vor dem Kopfe des Embryo sich anlegt und in derselben Weise in seiner relativen Lage zum Kopf sich verschiebt.

Indem der Embryo sich verlängert, schiebt sich sein Kopfende über das vordere Ende des Eies hinüber, sein Hinterende über das hintere Ende; Kopf und Schwanz wachsen also auf der anderen Seite des Eies einander entgegen (Fig. 4 und 5 der Tafel). — Längs der

1) Kupffer und einige andere Autoren sind der Ansicht, daß der Nasenrachengang den ursprünglichen Mund der Wirbeltiere repräsentiert. Ich gehe auf diese Hypothese nicht ein, da sie nach meiner Meinung nur schwach begründet und durchaus strittig ist. Ich verweise auf die kritischen Bemerkungen von Fürbringer (Morphol. Jahrbuch, Bd. 18).

2) Zur Zeit der Entstehung der ersten Kiemenspalten.

3) Man sieht das Herz an Fig. 69, welche einen Querschnitt durch den Kopf eines Embryo darstellt, der Entwickelungsstufe nach etwa Fig. 68 entsprechend. Man sieht an der Fig. 69, daß das Endokardepithel 2 Röhren bildet; auf den folgenden Schnitten fließen dieselben zu dem einheitlichen Herzschlauch zusammen. Fast in der ganzen Länge des Herzens sind 2 Endothelschläuche vorhanden, die aneinanderliegen und sich dann zu einem einfachen Truncus vereinen, um gleich darnach als ventrale Aortenwurzeln zu divergiren (Kupffer).

Seiten des Embryo bildet sich ein breites Gefäß, von welchem zahlreiche feine Gefäße über den Dotter gehen (Fig. 4 der Tafel). Ferner fällt ein Gefäß auf, welches vor dem Kopfende verläuft und zahl-

Fig. 69. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Bdellostoma stouti. (Nach KUPFFER.) Das Stadium entspricht ungefähr Fig. 68. Der Schnitt ist der 6. hinter der Augenblase.

reiche seitliche Aestchen besitzt; vermutlich ist dies eine Vene, welche das Blut vom Dottersack zu dem Vorhof des Herzens führt. Es ist noch nicht genau bekannt, wie die genannten Gefäße in den Kreislauf des Embryo eingefügt sind. Das Blut ist rot gefärbt.

Von äußerlich sichtbaren Organanlagen — die Entwickelung der inneren Organe ist noch wenig bekannt — mögen noch die Schleimbeutel und die Barteln erwähnt werden; an Fig. 70 sieht man die Reihe der Schleimbeutel, welche unter der Reihe der Kiemenspalten verläuft; die Reihe setzt sich über die ganze Länge des Körpers bis auf den Schwanz fort; die Schleimbeutel liegen größtenteils segmental, in jedem Segmente einer. — Die Barteln treten zuerst als warzenähnliche Höcker auf (Fig. 70) und wachsen dann in die Länge (Fig. 71); es werden 4 Paar Barteln angelegt; 1) die Nasenbarteln, welche seitlich vor der Nasenöffnung liegen, 2) die medianen Barteln, welche am hinteren Rand der Nasenöffnung sitzen, 3) die äußeren Barteln, welche seitlich vom Mund gelegen sind, und 4) die hinteren Barteln, welche nachher mit den äußeren Barteln an der Basis sich vereinigen.

DOFLEIN erwähnt, daß der Embryo am Hinterende mit seitlichen Leisten versehen ist, in welche Muskelknospen hineinzuwachsen scheinen. Diese Leisten werden von DEAN nicht erwähnt; wenn sie vorhanden sind, haben sie vielleicht große theoretische Bedeutung, indem sie eine Stütze der BALFOUR'schen Extremitätentheorie bilden, nach welcher die Extremitäten der höheren Wirbeltiere aus einem continuirlichen lateralen Flossensaum entstanden sind (vergl. das Capitel Selachier).

Zur Zeit des Ausschlüpfens ist der Embryo etwa 45 mm lang; an der langgestreckten Körperform tritt der Dottersack deutlich hervor, wie Fig. 71 zeigt. Die Zeit vom Beginn der Entwickelung bis zum Ausschlüpfen des Embryo beträgt mindestens 8 Wochen. Der ausschlüpfende Embryo ist in der Körperform dem ausgebildeten Tiere

ähnlich; es findet also keine Metamorphose statt, sondern die Entwickelung ist direct.

Die Zähne der Myxinoiden, welche bekanntlich in 2 Reihen auf der Zunge stehen, sind ebenso wie die Zähne der Petromyzonten nur durch Epidermisverdickungen gebildet (also ganz ungleich den Zähnen der Gnathostomen).

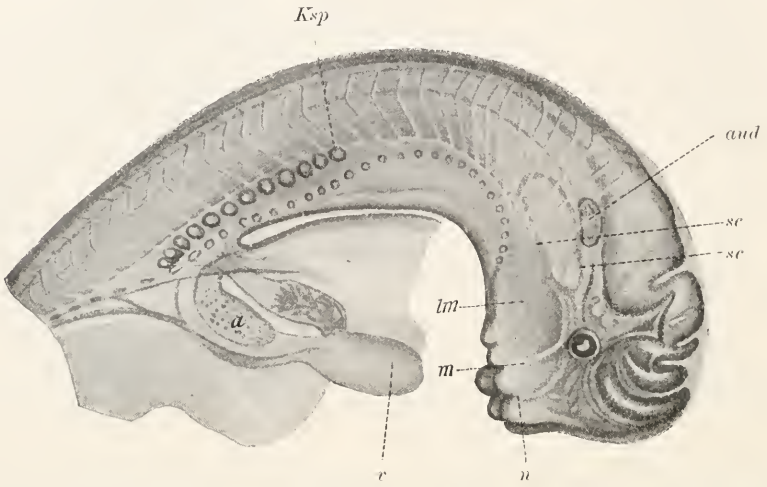


Fig. 70. Kopf eines Embryo, welcher ein wenig älter ist als Fig. 4 der Tafel. (Nach Dean.) *a* Sinus venosus, *aud* Ohrbläschen, *Ksp* Kiemenspalten (unter der Reihe der Kiemenspalten sieht man die Reihe der Schleimbeutel), *m* Stelle der Mundbucht, *n* Stelle der Nasengrube; die Höcker sind die Anlage der Barteln, *v* Ventrikel des Herzens.

Ueber die Entwickelung des Excretionssystems der Myxinoiden liegen mehrere eingehende Arbeiten vor. Auf Myxine beziehen sich die Untersuchungen von Kirkaldy, Semon, Spengel und Maas, auf

Fig. 71. Embryo von Bdellostoma stouti annähernd zur Zeit des Ausschlüpfens. (Nach Dean.)

Bdellostoma die Studien von Weldon und von Price. Es ist bei den Myxinoiden eine Vorniere (Pronephros) und eine Urniere (Mesonephros) vorhanden, doch scheint eine strenge Trennung von Vorniere und Urniere in frühen Entwickelungsstadien kaum möglich zu sein [1]).

Bei kleinen Exemplaren von Myxine besteht die Vorniere aus einer Anzahl abteilungsweise hinter einander gelegener (ursprünglich wohl segmentaler) Kanälchen, deren jedes von einem von der Aorta

1) Semon faßt das ganze Excretionssystem der Myxinoiden als Vorniere auf.

kommenden Gefäßnetze umspült wird. Die Kanälchen beginnen mit mehreren Ostien in der Pericardialhöhle, aber besitzen keine Ausführung, da der Urnierengang erst weiter hinten sich bildet. Die Kanälchen der Vorniere wandeln sich samt den umspülenden Gefäßen zu einem eigentümlichen nebennierenartigen Körper um, wobei die Ostien erhalten bleiben und sich an Zahl noch vermehren. Die hintersten Gefäßnetze der Vorniere concentriren sich zu einem großen Gefäßknäuel (Glomus). — Eine kleine Strecke hinter dem Glomus der Vorniere beginnt die Urniere (Mesonephros). Sie besteht aus dem Urnierengang und aus ursprünglich segmental gelegenen Urnierenkanälchen, welche jeweils mit einer Bowman'schen Kapsel an einem Glomerulus beginnen und in den Urnierengang einmünden. Ebenfalls in ursprünglich segmentaler Anordnung findet man an dem Urnierengang Gefäßgeflechte, welche denjenigen der Vornierenkanälchen ähnlich sind (Maas).

Bei Bdellostoma entstehen Vorniere und Urniere in ganz gleichartiger Weise (Price). Vom oberen Blatt des Cölomepithels (von der Somatopleura) aus bilden sich Kanälchen in ursprünglich segmentaler Anordnung, und gleichzeitig entsteht der Gang (Vornieren- und Urnierengang) aus einer die Anlagen der Kanälchen verbindenden streifenartigen Verdickung der Somatopleura. Die Verbindung der Kanälchen mit dem Cölom bleibt nur bei einem Teil der Kanälchen der Vorniere erhalten. Im ganzen Bereich der Urniere wird die Verbindung der Kanälchen mit dem Cölom aufgegeben, aber es bildet sich an jedem Kanälchen ein Malpighi'scher Körper (Bowman'sche Kapsel mit Glomerulus). Im hintersten Rumpfteile kommen die Kanälchen nicht zur Entwickelung, und es entsteht nur der Gang. — Es ist noch besonders bemerkenswert, daß die Vorniere ursprünglich schon vor der Kiemenregion, nämlich in dem Segment des 11. Spinalganglions beginnt; dann atrophirt sie im Bereich der Kiemenregion, und die Vorniere ist beim erwachsenen Tier auf einige hinter der Kiemenregion folgende Segmente beschränkt [1]).

Von einer genaueren Besprechung des Excretionssystems der Myxinoiden muß hier abgesehen werden, besonders da das Gebiet noch nicht ganz klar ist und viele Meinungsverschiedenheiten der Autoren bestehen.

Es ist an mehreren Stellen darauf hingewiesen worden, daß die Embryonalentwickelung von Bdellostoma manche Aehnlichkeiten mit derjenigen der Teleosteer besitzt (p. 93—95). Diese Uebereinstimmung kann aber schwerlich als Zeichen naher Verwandtschaft aufgefaßt werden, sondern dürfte wohl als Convergenz anzusehen sein. Die Aehnlichkeit der Gastrulation folgt daraus, daß das Ei von Bdellostoma eine ungewöhnliche Größe hat und sehr dotterreich ist wie die Eier der Knochenfische.

1) Das Vorkommen der Vornierenkanälchen im Bereich der Kiemenregion von Bdellostoma ist dadurch wichtig, daß sich bei Amphioxus die Nierenkanälchen in der Kiemenregion befinden. Das von Maas bei Myxine beschriebene Gefäßnetz der Vornierenkanälchen erinnert auch an die Gefäße der Nierenkanälchen von Amphioxus

Litteratur über die Entwickelung der Myxinoiden.

Cunningham, *On the structure and the development of the reproductive elements in Myxine glutinosa L. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 27, 1887.*

Dean, B., *On the embryology of Bdellostoma Stouti. Festschrift für C. v. Kupffer, Jena 1899, p. 221—276, Taf. 15—26.*

— *On the development of the Californian Hag-fish. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 40, 1897.*

Doflein, F., *Bericht über eine wissenschaftliche Reise nach Californien (Mitteilungen über Eier und Embryonen von Bdellostoma). Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, Heft 2, 1898.*

— *Zur Entwickelungsgeschichte von Bdellostoma Stouti Lock. Verh. d. Deutschen zool. Ges., 1899, p. 21—30.*

Doflein, F., *Ueber die Eibildung und Eiablage von Bdellostoma Stouti Lock. Festschrift für C. v. Kupffer, Jena 1899, p. 339—352, Taf. 30—35.*

Felix, W., *Die Price'sche Arbeit etc. und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwickelung des Harnsystems. Anat. Anz., Bd. 13, 1897, p. 570—599.*

Fürbringer, M., *Zur systematischen Stellung der Myxinoiden und zur Frage des alten und neuen Mundes. Morphol. Jahrb., Bd. 28, 1900, p. 476—482.*

Kirkaldy, J. W., *On the head kidney of Myxine. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 35, 1894.*

Kupffer, C. v., *Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. zu München, 1899.*

— *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft 4. Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. München 1900.*

Maas, Otto, *Ueber Entwickelungsstadien der Vorniere und Urniere bei Myxine. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 10, 1897.*

— *Ueber ein pankreasähnliches Organ bei Bdellostoma. Anat. Anz., Bd. 12, 1896, p. 570—573.*

— *Ueber ein pankreasähnliches Organ bei Myxine. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München, 1896.*

Müller, Wilhelm, *Das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 9, 1875.*

Nansen, Fridtjof, *Myxine glutinosa. Zool. Anz., 1886, No. 238, p. 676.*

— *A protandric Hermaphrodite (Myxine glutinosa L.). With 2 Pl. Bergens Mus. Aarsber., 1887.*

Neumayer, L., *Zur vergleichenden Anatomie des Kopfskelettes von Petromyzon Planeri und Myxine glutinosa. Münchener med. Abh., Heft 74, München 1898.*

Plate, L., *Ueber die Eier von Bdellostoma Bischoffi Schneider. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1896, p. 17—21.*

Price, G. C., *Some points in the develop. of a Myxinoid. Verh. d. Anat. Ges., 1896, p. 81—86.*

— *Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma Stouti Lock.). Sitzungsber. d. math.-phys. Kl. d. K. Baier. Akad., Bd. 26, München 1896, p. 69—74.*

— *Development of the excretory organs of a Myxinoid, Bdellostoma Stouti Lock. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 10, 1897, p. 205—226, 2 Tafeln.*

Retzius, G., *Ueber die Entwickelung der Myxine glutinosa. Biologiska Föreningens Förhandlingar. Verh. d. Biolog. Vereins in Stockholm, Bd. 1, 1888, p. 22—28 (betrifft nur die Geschlechtsorgane).*

— *Ueber Zellenteilung bei Myxine glutinosa. Biol. Fören., Bd. 2, 1890.*

Semon, R., *Das Excretionssystem der Myxinoiden. Anat. Anz., Bd. 13, 1897, p. 127—137.*

— *Vorniere und Urniere, ebenda, p. 260—264.*

— *Das Excretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Festschrift für Gegenbaur, Bd. 3, Leipzig 1896.*

Spengel, J. W., *Die Excretionsorgane von Myxine. Anat. Anz., Bd. 13, 1897, p. 49—60.*

— *Semon's Schilderung der Mesonephros von Myxine. Anat. Anz., Bd. 13, 1897, p. 211—216.*

Weldon, W. E. R., *On the head kidney of Bdellostoma. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 24, 1884.*

IV. CAPITEL.

Selachier.

Elasmobranchier, Knorpelfische.

Die Fortpflanzungsweise und die Eier.

Bei allen Selachiern (Haifischen, Rochen, Chimären) findet eine Begattung statt und erfolgt die Befruchtung im Oviduct. Manche Selachier sind eierlegend, andere lebendiggebärend. Bei den ersteren ist das Ei von einer Eiweißschicht und von einer pergamentartigen braunen Eischale umhüllt (Fig. 73); meist ist die Eischale zum Zweck der Befestigung der Eier an Wasserpflanzen mit fadenförmigen Ausläufern versehen. Zu den eierlegenden Selachiern gehören die Gattungen Scyllium, Pristiurus, Cestracion, Raja u. a.

Dagegen sind lebendiggebärend die Gattungen Hexanchus, Notidanus, Acanthias, Scymnus, Galeus, Squalus, Mustelus, Carcharias, Zygaena, Squatina, Torpedo u. A. Bei diesen ist die Eischale dünn und zart: sie kann im Uterus verschwinden oder aber bis zu dem Ende der Embryonalentwickelung erhalten bleiben[1]); in letzterem Falle legt sie sich der Uterusschleimhaut dicht an, und dann findet auf osmotischem Wege aus dem mütterlichem Körper eine Zufuhr von Flüssigkeit statt, welche offenbar für die Ernährung des Embryo von Wichtigkeit ist.

Bei Mustelus laevis und Carchariasarten kommt es zur Bildung einer Dottersack-Placenta, indem der langgestielte, gefäßreiche Dottersack sich (wie die Allantois der placentalen Säugetiere) der Wand des Uterus anfügt und die Lappen und Läppchen desselben sich in ähnlicher Weise wie bei der Placenta der Säugetiere in entsprechende Vertiefungen der Uteruswand einsenken[2]).

---

1) Diese Eischale bleibt bei Mustelus bis zur Geburt, schwindet dagegen frühzeitig bei Scymnus und etwas später bei Acanthias. Bei Scymnus, Acanthias und Spinax quillt der Dottersack im Uterus beträchtlich auf, und infolgedessen zerreißt die Eischale und werden ihre Reste nach dem unteren Teil des Uterus weggeführt (Leydig 1852).

2) Diese Placentabildung war schon Aristoteles bekannt; sie wurde von neuem entdeckt durch Johannes Müller (1840). — Leydig (1852), welcher einen Mustelus

Die primäre Hülle der Eier der Selachier ist die Eimembran, welche der Eizelle unmittelbar aufliegt und welche der Eimembran anderer Fische homolog ist[1]). Aber in vielen Fällen ist die Eimembran rudimentär geworden, da das Ei durch die secundären Hüllen geschützt war. Rückert (1899) hat gezeigt, daß bei Torpedo ocellata und Pristiurus melanostomus ein feines Häutchen über der Keimscheibe liegt, welches das Rudiment der Eimembran ist.

Die secundären Hüllen des Selachiereies sind die Eiweißschicht und die Eischale. In ähnlicher Weise wie bei den Reptilien und Vögeln ist die Eizelle der Selachier von einer Eiweißschicht umhüllt, welche ebenso wie die Eischale im Eileiter gebildet wird.

Uebersicht der Entwickelungsvorgänge und die Stadien von Balfour.

Es dringen zahlreiche Spermatozoen in das Ei ein, von denen aber nur eines sich mit dem weiblichen Vorkern verbindet.

Die Furchung ist discoidal, die Furchungsbilder sind ähnlich wie bei Knochenfischen, Reptilien und Vögeln. Noch im 16-zelligen Stadium liegen alle Blastomeren in einer Ebene, und kann man gewöhnlich 4 centrale und 12 periphere Zellen unterscheiden. Beim Uebergang zum 32-zelligen Stadium wird das Blastoderm in seinem mittleren Teil zweischichtig. Bei der weiteren Furchung teilen sich die peripheren und die untersten Zellen des Keimes mehrmals in der Weise, daß die eine Zelle eine freie Blastodermzelle wird, die andere mit dem Dotter in Verbindung bleibt. Die Zellen letzterer Art fließen schließlich mit dem Dotter zusammen, und ihre Kerne degeneriren im Dotter ebenso wie die-

laevis mit 21 cm langen Embryonen untersuchte, berichtet, daß jeder der im Uterus befindlichen Embryonen noch von seiner Eischale umhüllt war, welche ein homogenes gelbliches zartes Häutchen darstellte, das unmittelbar dem Pflasterepithel der zottenlosen Uterusschleimhaut sich anschmiegte. Der den Embryo umgebende Raum war mit einer Flüssigkeit erfüllt, die aus der Verflüssigung der Eiweißschicht herzuleiten ist; der am Embryo frei heraushängende Dottersack war fast 3 cm lang, gefäßreich und gefaltet. Leydig untersuchte ferner einen trächtigen Uterus, welcher ältere Embryonen enthielt (von 33 cm Länge). Die zottenlose Schleimhaut des Uterus setzte sich in mehrere zarte, sehr gefäßreiche Scheidewände fort, welche den Eiern dicht anlagen und sie nestartig umschlossen. Es fand sich die homogene gelbliche Eischale, welche der Uterusschleimhaut dicht anklebte; außer dem Embryo umschloß dieselbe eine reichliche Menge von Flüssigkeit. Am Ende des 36 cm langen Nabelstranges befand sich die über 4 cm im Durchmesser messende Placenta; diese stellte einen plattrundlichen Körper dar und hatte eine dunkelrote Farbe; sie war in einzelne Lappen und Läppchen geschieden, die man Cotyledonen nennen kann. Die Placenta kann vom Nabelgang aus aufgeblasen werden, ist also nichts anderes als der sehr gefaltete Dottersack. Die Schleimhaut des Uterus ist an der Stelle, wo der Dottersack sich festsetzt, in sehr zahlreiche Fältchen erhoben, welche in die Falten und Runzeln des Dottersackes eingreifen. Der Dottergang ist mit Flimmerepithel ausgekleidet und mündet in den Anfang des ebenfalls flimmernden und mit Dottermasse erfüllten Klappendarmes.

1) Man kann an der Eimembran eine äußere homogene Schicht und eine innere feingestreifte unterscheiden (Fig. 5 auf p. 15). Nach Schultz ist die äußere Schicht von dem Follikelepithel abgeschieden und demnach als Chorion zu bezeichnen, während die innere als ein Absonderungsproduct der Eizelle angesehen wird. Nach Balfour sind beide Schichten von der Eizelle abgeschieden, und zwar die äußere zuerst. Die beiden Schichten der Eihaut werden, wenn das Ei der Reife entgegengeht, allmählich verdünnt und sind größtenteils verschwunden, wenn das Ei seine völlige Reife erreicht hat.

jenigen Kerne, welche von den überzähligen Spermakernen (Nebenspermakernen) abstammen.

Ungefähr nach der 10. Teilung der Blastodermzellen entsteht unter dem Blastoderm die Furchungshöhle. Dieselbe entwickelt sich einseitig, indem das Blastoderm anfangs nur an einer Seite sich verdünnt; auf dieser Seite bildet sich nachher die Anlage des Embryo.

Die Zellen des Blastoderms schließen sich an der Oberfläche desselben zu einer epithelialen Schicht zusammen; die unter derselben liegenden Zellen ordnen sich zum Teil derselben ein, zum Teil bilden sie eine am Boden der Furchungshöhle gelegene Zellschicht, das subblastocöle Entoderm (Dotterepithel). Während der nun folgenden Ausbreitung des Blastoderms findet die Gastrulation statt.

Es bildet sich am Hinterrande des Blastoderms eine Einstülpung, und unter der eingestülpten Schicht erscheint die Gastralhöhle. Man unterscheidet die axiale Gastralhöhle, welche in der Richtung des Embryo nach vorn vordringt, und die periphere Gastralhöhle, welche von der axialen Gastralhöhle aus am Rande des Blastoderms nach den Seiten hin sich erstreckt. — Das Mesoderm wächst aus der eingestülpten Schicht hervor; man unterscheidet das axiale Mesoderm, welches in der Anlage des Embryo die beiden Mesodermstreifen bildet, und das periphere Mesoderm, welches längs des Randes des Blastoderms sich entwickelt. Das axiale Mesoderm bildet die Ursegmente und die Seitenplatten, aus dem peripheren Mesoderm geht eine periphere Fortsetzung der Seitenplatten und eine längs des seitlichen und vorderen Blastodermrandes liegende Reihe von Blutanlagen hervor.

Aus der axialen Gastralhöhle entsteht der Darmkanal. Die periphere Gastralhöhle verschwindet. Das über dem axialen Entoderm gelegene Ektoderm stellt die Medullarplatte dar. Am Hinterende des Embryo bildet sich eine rinnenartige Einkerbung, welche die Medullarrinne mit der Darmrinne verbindet; aus derselben geht der Canalis neurentericus hervor, indem das Medullarrohr sich bis zum Ende schließt und 2 seitlich an der genannten Einkerbung gelegene Ausbuchtungen des Blastodermrandes (die Schwanzlappen) sich median vereinigen.

Balfour hat die Stadien der Entwickelung der Selachier mit Buchstaben bezeichnet, wobei er die Entwickelung von Pristiurus zu Grunde legte. Da viele spätere Autoren seine Stadieneinteilung benutzt haben, will ich dieselbe hier anführen [1]).

Stadium A: Blastodermscheibe, bei welcher am Hinterrande die erste Anlage des Embryo (der Embryonalschild) sichtbar geworden ist (Fig. 72 A). — Stadium B: Aehnliches Stadium, bei welchem aber schon die Medullarfurche auf dem Embryonalschild erschienen ist. — Stadium C: Die Medullarplatte hat sich etwas mehr aus der Fläche des Blastoderms herausgehoben; sie ist durch eine vordere Falte begrenzt (Kopffalte) und 2 seitliche Falten (Seitenfalten, Medullarwülste);

1) Da diese Reihe von Stadien nach der Entwickelung von Pristiurus und Scyllium aufgestellt ist, kann sie nur annäherungsweise auf andere Selachier angewandt werden; denn die relative Zeit der Anlage der Organe ist bei den Gattungen und Arten nicht ganz übereinstimmend. Es müßte daher, streng genommen, für jede Art eine besondere Stadieneinteilung aufgestellt werden; dies wäre aber umständlich und weitschweifig; jedenfalls ist zu empfehlen, daß man sich möglichst an die schon bestehende Stadieneinteilung anschließt.

die Medullarfurche ist im Rumpfteil tiefer geworden. — Stadium D: Am Hinterende der Embryonalanlage sind die Schwanzlappen sichtbar geworden, die Medullarplatte ist im Rumpfteil stark gefaltet, am Kopfteil noch flach (Fig. 72 D).

Stadium E und F: Die Schwanzlappen treten deutlich hervor; der Verschluß des Medullarrohres beginnt im Rumpfteil des Embryo (Fig. 72 F).

Stadium G: Die Schwanzlappen haben sich median vereinigt; das Medullarrohr ist geschlossen und geht am Hinterende durch den Canalis neurentericus in das Darmrohr über; es sind jetzt im Mesoderm 17 Segmente sichtbar; es erscheint die Anlage der 1. Kiemenspalte; das Kopfende des Embryo hat sich jetzt mehr von der Blastodermscheibe

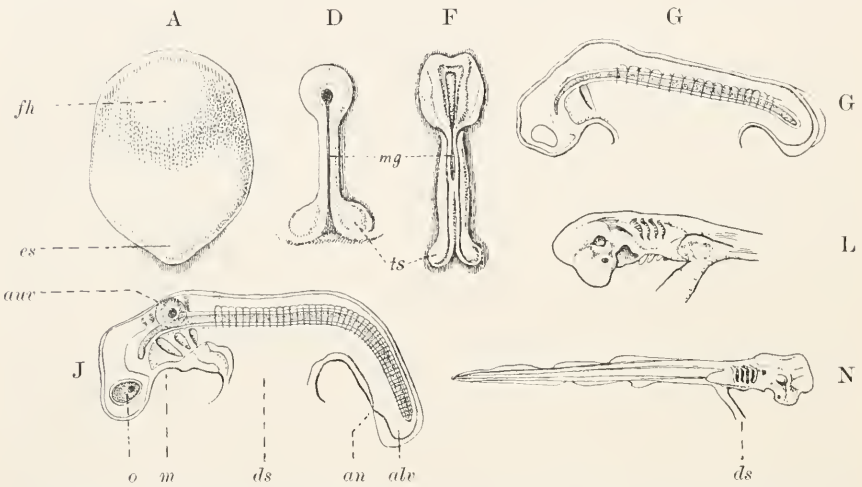


Fig. 72. Embryonen von Pristiurus, Scyllium und Torpedo zur Darstellung der Stadieneinteilung. (Nach Balfour.) A, D, F und J von Pristiurus, G von Torpedo, L und N von Scyllium. Bei Fig. G und N sind die Embryonen als durchscheinende Objecte gezeichnet. *alv* Schwanzbläschen (Erweiterung des postanalen Darmes unter dem Canalis neurentericus), *an* Stelle des Anus, *auv* Ohrbläschen, *ds* Dotterstiel (Nabelstrang. Verbindung des Embryo mit dem Dottersack), *es* Embryonalschild, *fh* Rest der Furchungshöhle, *m* Mundbucht, *mg* Medullarrinne, *o* Auge, *ts* Schwanzlappen.

abgeschnürt (Fig. 72 G). — Stadium H: An der Gehirnanlage sind die 3 primären Gehirnbläschen erkennbar, am vordersten derselben sind die primären Augenblasen hervorgewachsen; an der Stelle des Gehörbläschens bemerkt man eine Verdickung des Ektoderms, auf welcher eine grubenförmige Einsenkung erscheint; in dem Mesodermstreifen sind 38 Segmente zu zählen; die Pericardialhöhle und die Anlage des Herzens sind erkennbar; am Kiemendarm sind 2 Kiemenspalten angelegt, aber noch nicht nach außen geöffnet. — Stadium J: Am Gehirn ist die Gehirnbeuge stärker ausgeprägt; am Kiemendarm sind 3 Kiemenspalten angelegt, aber noch keine nach außen geöffnet; der lebhaft pulsirende Herzschlauch ist jetzt deutlicher, und es beginnt an ihm die Krümmung; der Schwanz ist länger und die Stelle des Afters äußerlich bemerkbar (Fig. 72 J); der Embryo macht Muskelbewegungen.

Stadium K: Der Nabelstrang, d. h. der Stiel, welcher den Embryo mit dem den Dottersack umwachsenden Blastoderm verbindet, ist jetzt schmäler geworden; der Schwanz ist beträchtlich länger; die beiden Extremitätenpaare sind erschienen in Form von Längsleisten, das vordere Paar über dem Vorderende des Bauchnabels, das hintere Paar eine Strecke weit hinter dem Bauchnabel; das Gehörbläschen ist eingestülpt und seine Oeffnung beinahe geschlossen; am Auge ist die Bildung der Linse beendet. Die Mundbucht bildet eine tiefe Grube, ist aber noch nicht in den Kiemendarm durchgebrochen (am Ende dieses Stadiums bricht sie durch); 4 Kiemenspalten sind nach außen geöffnet, eine 5. angelegt.

Stadium L: Der Stiel, welcher den Embryo mit dem Dottersack verbindet, ist jetzt schmal und lang geworden; der Schwanz des Embryo ist jetzt bedeutend in die Länge gewachsen und mit dorsalem und ventralem Flossensaum versehen; die Teile des Gehirns sind deutlicher geschieden; die Nasenanlagen sind grubenförmig; 5 Kiemenspalten sind geöffnet, und es erscheinen die äußeren Kiemenfäden; die 1. Kiemenspalte nimmt die Form des Spritzloches an. Der Kieferbogen zeigt eine Knickung, und der obere Teil desselben bildet den Oberkiefer (das Palatoquadratum), der untere Teil den Unterkiefer (Fig. 72 L). — Stadium M und N: Es sind jetzt 6 Kiemenspalten ausgebildet, von welchen die 1. das Spritzloch ist; die Extremitäten nehmen die definitive Stellung und Gestalt an: aus den unpaaren Flossensäumen entstehen die unpaaren Flossen.

Stadium O—Q: Der Embryo nimmt allmählich die Gestalt der ausgebildeten Form an; er ist nur durch einen dünnen Stiel mit dem Dottersack verbunden; die äußeren Kiemen sind jetzt lange Fäden (Fig. 122).

Das Ei und die Befruchtung bei Pristiurus melanostomus.

Die Befruchtung und Furchung der Selachier ist am genauesten von Rückert (1899) beschrieben worden, dessen Darstellung ich hier folge.

Das reife Ovarialei von Pristiurus melanostomus Bonap. ist kugelig und mißt im Durchmesser 15—17 mm. Der Dotter ist weißlich-gelb mit einem Stich ins Grünliche. Die Keimscheibe ist orangegelb gefärbt und von einem wallartigen weißlichen Hofe umgeben; sie mißt zur Zeit der Befruchtung (nach der Rückbildung des Keimbläschens) gegen 2 mm. — Das befruchtete Ei ist von einer zäh-flüssigen Eiweißschicht umgeben und in eine hornige Schale eingeschlossen, welche an dem einen Ende mit 2 Zipfeln versehen ist (Fig. 73). Entsprechend der flachen Form der Eischale wird das Ei ein wenig abgeplattet. Es schwimmt in dem Eiweiß und dreht sich so, daß die Keimscheibe immer aufwärts gerichtet ist. — Der Nahrungsdotter enthält Dotterplättchen von elliptischer oder rechteckiger Form. Zwischen der Keim-

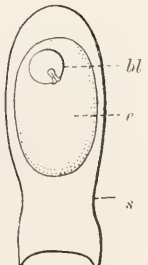


Fig. 73. Ei von Pristiurus melanostomus. $^3/_4$ der natürl. Größe. (Nach Rückert.) *bl* Blastodermscheibe mit Embryonalanlage, *e* Ei, *s* Eischale.

scheibe und der Masse des Nahrungsdotters befindet sich eine Schicht mit feinen Dotterkörnchen, welche an der Oberfläche als der genannte weißliche Hof zu Tage tritt.

Die Eireifung und Befruchtung ist an keine bestimmte Jahreszeit gebunden, findet aber wahrscheinlich im April und Mai am häufigsten statt. — Es gelangen stets nur 2 Eier gleichzeitig zur Reife, und je eines der beiden geht durch einen Oviduct. — Das Eindringen der Spermatozoen findet beim Eintritt des Eies in die Schalendrüse oder kurz vorher statt. Während das Ei durch den Oviduct vorrückt, befindet sich die Keimscheibe am Vorderende des Eies. In der Schalendrüse wird die hornige Schale abgeschieden, in dem Maße, als das Ei in die Schalendrüse eintritt. Die Eier gelangen dann in den Uterus [1]). Man findet gewöhnlich in jedem Uterus eines Weibchens 1—4 Eier in verschiedenen Entwickelungsstadien. Erst wenn die Furchung schon ziemlich weit vorgeschritten ist, werden die Eier abgelegt.

Die Bildung der Richtungskörper ist von Kastschenko (1890) und von Rückert (1892) beobachtet worden. Wenn das Keimbläschen, welches in dem Ovarialei meist schon excentrisch liegt, an die Peripherie des Eies gewandert ist, ziehen sich die Chromosomen desselben an eine Stelle zusammen; sie gehen dann in die erste Richtungsspindel über, während das ganze Keimbläschen sich auflöst, d. h. mit der Keimscheibe zusammenfließt [2]). Der erste Richtungskörper wird ausgestoßen, ehe das Ei das

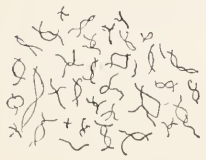


Fig. 74. Zusammenstellung der Chromosomenpaare aus dem Keimbläschen eines 13 mm großen Ovarialeies von Pristiurus. (Nach Rückert.)

Ovarium verläßt, der zweite Richtungskörper wird gebildet, während das Ei durch den Oviduct geht.

Bei der Besamung tritt nicht nur ein einziges Spermatozoon in die Keimscheibe ein, sondern eine ganze Anzahl (meist 10—30, seltener weniger oder mehr). Aus jedem Spermatozoon geht ein Kern hervor, und an jedem derselben wird eine kleine Strahlung bemerkbar, in deren Mitte ein Centrosom sich zeigt.

Aber nur einer dieser Kerne, nämlich derjenige, welcher dem weiblichen Vorkern am nächsten liegt, kommt mit dem weiblichen Vorkern zur Vereinigung [3]). Die beiden Vorkerne nähern sich, legen

1) Die Eischale von Pristiurus ist, wie schon gesagt wurde, an dem einen Ende abgerundet, an dem anderen in 2 Fortsätze ausgezogen. Das runde Ende geht beim Eintritt in den Uterus voran.

2) Rückert beschreibt das Verhalten der Chromosomen in folgender Weise: In kleinen Ovarialeiern sind 30—36 fadenartige Chromosomen vorhanden, welche einen Knäuel bilden. Dieselben treiben feine seitliche Fortsätze, so daß sie wie behaart erscheinen; nachher spaltet sich jeder Faden der Länge nach, so daß die Zahl der Chromosomen auf das Doppelte steigt. Dann nehmen die Chromosomen die Form kurzer, dünner Fäden an (Fig. 74). Bis dahin waren die Chromosomen in dem ganzen Keimbläschen verteilt, nun ziehen sie sich aber in dem Centrum desselben zusammen. Gleichzeitig nehmen die Fäden an Länge ab, und es finden Vereinigungen mehrerer Fäden statt. In der Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel stellen dann die Chromosomen 18 kurze Stäbchen dar, welche den Vierergruppen anderer Tiere entsprechen und welche bei der Bildung der beiden Richtungskörper zweimal durchgeteilt werden.

3) Die polysperme Besamung des Eies ist also unschädlich, indem doch eine eine monosperme Befruchtung stattfindet. Da die vereinigten Vorkerne alsbald die Spindel bilden, kann kein anderer Spermakern hinzukommen. Die überzähligen Spermakerne werden während der Furchung aus der Keimscheibe verdrängt. — Die

sich an einander und nehmen bald bedeutend an Größe zu, wobei der männliche Kern aber immer etwas kleiner bleibt, als der weibliche Kern. Das Centrosom des männlichen Kernes teilt sich, es entstehen 2 deutliche Strahlungen, und zwischen ihnen bildet sich die erste Furchungsspindel aus. Während der Teilung erscheint eine schwache Andeutung der ersten Furche.

Auch an den überzähligen Spermakernen (Nebenspermakernen) tritt die Teilung ein[1]); nahezu zu derselben Zeit, wenn die erste Furchungsspindel entsteht, aber ein wenig später, sieht man auch die Spindelbildung an den Spermakernen. Nach der Teilung des ersten Furchungskernes ist also auch die doppelte Zahl von Nebenspermakernen vorhanden.

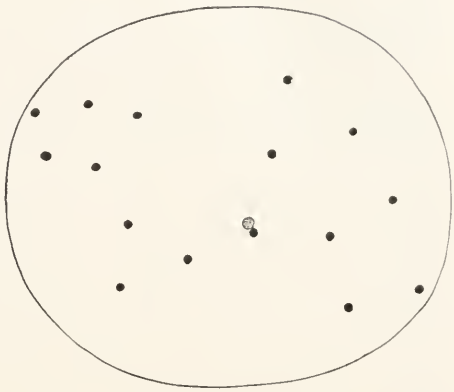


Fig. 75. Keimscheibe von Pristiurus mit den beiden Vorkernen in Berührung und mit überzähligen Spermakernen. Der Kreis bedeutet den Umfang der Keimscheibe. (Nach Rückert.)

Nach der zweiten Teilung, also im Stadium von 4 Furchungskernen, sind an der Oberfläche der Keimscheibe 2 kurze, kreuzweise liegende Furchen vorhanden. Auch bei der zweiten Teilung verdoppelt sich wieder die Zahl der Nebenspermakerne.

Die weitere Furchung von Pristiurus verläuft ganz ähnlich wie bei Torpedo.

Die Befruchtung und die Furchung bei Torpedo ocellata.

Beim Zitterrochen (Torpedo ocellata Rud.) ist die reife Eizelle derjenigen von Pristiurus sehr ähnlich. Sie hat Kugelform, und der Durchmesser beträgt 2—2 $^1/_2$ cm. Sie ist von blaßgelbem Aussehen und trägt

Polyspermie darf wohl ihre Erklärung darin finden, daß die Eimembran, welche überhaupt einen rudimentären Charakter hat (p. 102), keinerlei Einrichtungen besitzt, um die überzähligen Spermatozoen abzuhalten. — Vielleicht hat die Polyspermie bei den großen und dotterreichen Eiern der Selachier und der Reptilien eine biologische Bedeutung, indem dadurch die Sicherheit der Befruchtung erhöht wird. Denn wenn nur ein einziges Spermatozoon eindringen würde, könnte es bei der Größe der Keimscheibe leicht geschehen, daß dasselbe zu weit von dem weiblichen Kern entfernt läge. Infolge der Polyspermie aber sind die Spermakerne in allen Gegenden der Keimscheibe zerstreut. — Auch bei den Reptilien, welche polysperme Besamung haben, erfolgt die Befruchtung monosperm.

1) Das Wort Nebenspermakerne ist von Oppel eingeführt, welcher bei verschiedenen Reptilien das Eindringen überzähliger Spermatozoen als ein regelmäßiges Vorkommnis nachgewiesen hat. — Rückert bezeichnet die überzähligen Spermakerne als Merocytenkerne; ich kann diesen Namen nicht übernehmen, da er in keiner Hinsicht mehr zutreffend ist; Rückert hat früher diese Bezeichnung für Zellen und Kerne gebraucht, die an der Peripherie des Keimes gelegen sind und von welchen Blastodermzellen abgeschnürt werden. Die überzähligen Spermakerne erzeugen aber keine Blastodermzellen. Rückert giebt zwar auch in seiner neueren Arbeit an, daß in seltenen Fällen Merocyten zellenartige Gebilde erzeugen, welche

eine intensiver gelb gefärbte Keimscheibe, welche $1\,^1/_2$—2 mm mißt und von einem weißlichen Hof umgeben ist. Der Dotter enthält ziemlich große Dotterplättchen (8—22 μ) von rechteckiger oder rundlicher Form; durch dichte Lagerung der Dotterplättchen werden in dem Ei concentrische Schichten gebildet. Unter der Keimscheibe befindet sich eine dünne Schicht, welche feine Dotterkörner enthält; sie bildet auch den genannten weißlichen Hof, welcher die Keimscheibe umgiebt (wie bei Pristiurus).

Die Eimembran ist beim reifen Ei in Form eines dünnen Häutchens vorhanden, welches nur den animalen Eipol deckt. Eine Mikropyle wurde in diesem Häutchen vergeblich gesucht.

Die Eireife und Befruchung tritt beim Zitterrochen im Golf von Neapel in der zweiten Hälfte des April oder Anfang Mai ein. Die Besamung der Eier findet wahrscheinlich erst in demjenigen Abschnitte des Oviductes statt, welcher zum Uterus erweitert ist und die Eier bis zur Geburt der Jungen umschließt. Wenn die Eier in den Uterus eintreten, werden sie durch das Sperma, welches infolge vorangehender Begattung hier schon vorhanden ist, alle nahezu gleichzeitig befruchtet. Die Zahl der im Uterus sich entwickelnden Eier schwankt beträchtlich (Rückert beobachtete 3—22 Eier in den beiden Uteri eines Tieres), aber alle werden auf fast ganz gleicher Entwickelungsstufe getroffen.

Die Besamung ist auch bei Torpedo polysperm, ebenso wie bei Pristiurus. Die Köpfe der Spermatozoen, welche in die Keimscheibe eingedrungen sind, wandeln sich in runde Kerne um: einer derselben kommt mit dem weiblichen Vorkern zur Vereinigung. Trotzdem meist zahlreiche Spermatozoen in das Ei eindringen, wird also die Befruchtung doch nur durch ein einziges Spermatozoon vollzogen.

Wenn die beiden vereinigten Vorkerne die Furchungsspindel gebildet haben, so treten auch die überzähligen Spermakerne in Mitose ein; dies geschieht zuerst bei denjenigen Kernen, welche der Furchungsspindel zunächst liegen, und allmählich bei den weiter und weiter entfernten Kernen. Es geht also offenbar von der Stelle der Befruchtung und der ersten Furchungsspindel eine Wirkung aus, welche sich allmählich in der Keimscheibe ausbreitet und welche für die Nebenspermakerne einen Reiz bildet.

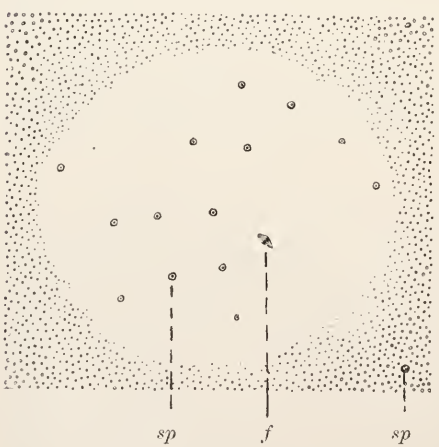


Fig. 76. Keimscheibe von Torpedo ocellata mit der 1. Furchungsspindel (*f*) und überzähligen Spermakernen (*sp*). Nach Rückert.)

Da die beiden Vorkerne meist nicht genau in der Mitte der Keim-

sich dem Blastoderm beimischen, aber es ist ganz fraglich, ob dieselben am Aufbau des Embryo teilnehmen. Ferner ist das Wort Merocytenkern zweideutig, denn es bezeichnet sowohl die überzähligen Spermakerne, als auch jene von Furchungszellen abstammenden Dotterkerne, welche den Periblastkernen der Teleostier homolog sind.

scheibe zusammentreffen, liegt auch die erste Furchungsspindel gewöhnlich ein wenig excentrisch; dann fällt natürlich das Centrum der späteren Furchungsbilder auch nicht mit dem Centrum der Keimscheibe zusammen.

Nach der 1. Teilung kann man die beiden Furchungskerne leicht von den überzähligen Spermakernen unterscheiden, da sie etwas größer als die letzteren sind. Es folgt die 2. Teilung der Furchungskerne, und gleich darauf die 2. Teilung der Spermakerne.

Die Furchen treten bei Torpedo in der ersten Zeit der Furchung verspätet und in nicht ganz regelmäßiger Reihenfolge auf; man findet die 1. Furche gewöhnlich erst nach der 2. Teilung; man sieht an Fig. 77 4 Furchungskerne und dazwischen eine kleine Furche. Nach der 3. Teilung, wenn 8 Furchungskerne vorhanden sind, trifft man gewöhnlich nur die 1. und die 2. Furche ausgebildet. Es kommt auch vor, daß die 2. Furche früher erscheint als die 1., oder daß die 1. und die 2. Furche am Ende der 3. Teilung gleichzeitig auftreten.

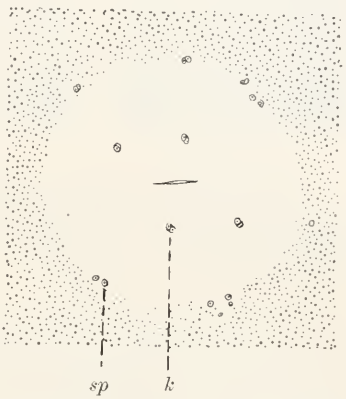


Fig. 77. Keimscheibe von Torpedo ocellata mit 4 Furchungskernen (*k*) und überzähligen Spermakernen (*sp*). (Nach Rückert.)

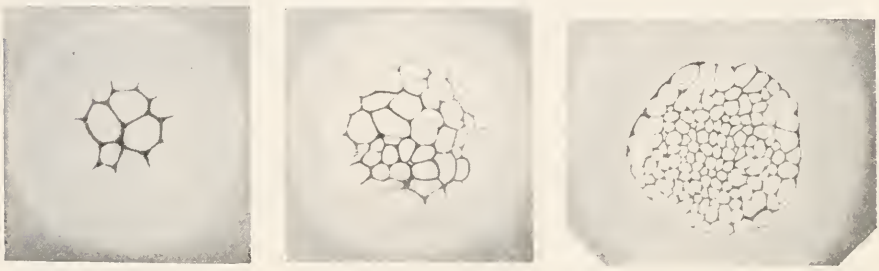
Während der 1. Teilung werden die Spermakerne an den Rand der Keimscheibe gedrängt oder zum Teil sogar über die Grenze der Keimscheibe hinaus in den Dotter verschoben. Es beruht dieser Vorgang darauf, daß die Furchungskerne während ihrer Teilung große Bezirke der Keimscheibe beherrschen und so die Spermakerne, deren Teilungsenergie relativ schwach ist, aus ihren Gebieten verdrängen [1]). — Während der 4. und 5. Teilung der Furchungskerne tritt auch jeweils wieder eine Teilung der Spermakerne ein; jedoch nehmen daran nicht mehr alle Spermakerne teil, sondern bei den äußersten Spermakernen bleibt die Teilung aus. Es zeigt sich auch hier das bekannte Gesetz, daß die Teilung der Kerne verzögert oder gestört wird, wenn die Kerne von Dotter umgeben sind.

Nach der 4. Teilung, wenn 16 Furchungskerne vorhanden sind, findet man gewöhnlich ein Furchungsbild wie Fig. 78 I; man bemerkt 4 centrale Blastomeren und 10 periphere; das Bild ist ähnlich wie das entsprechende Furchungsstadium der Teleostier [2]). Die peripheren Blastomeren sind nach außen gegen den Dotter hin nicht abgegrenzt, sondern gehen in den Dotter über. Auch hängen in diesem

1) Als Analogie mag Folgendes angeführt werden. Wenn bei der Furchung der Seeigel infolge irgend einer Schädigung nur Kernteilungen und keine Zellteilungen eintreten, so kann man beobachten, daß jede Spindel durch die zugehörige Strahlung ein gewisses Gebiet beherrscht, und daß infolgedessen die Spindeln sich in ziemlich gleichmäßigen Abständen in dem Ei verteilen. Wenn aber eine Spindel eine größere Teilungsenergie hat nnd eine stärkere Strahlung entwickelt, so nimmt sie auch ein größeres Gebiet für sich in Anspruch und drängt so die schwächeren Spindeln zurück.

2) Nur selten findet man bei Torpedo in diesem Stadium alle Furchen ausgebildet, so daß 16 Blastomeren zu sehen sind; die Zahl der sichtbaren Blastomeren beträgt meist 11—14 oder noch weniger (Rückert).

Stadium noch sämtliche Blastomeren nach unten mit dem Dotter zusammen (Fig. 79). — Die 5. Teilung führt nun aber zur Bildung einiger ganz abgegrenzter Blastomeren; denn bei dieser Teilung stellt sich die Spindel in einigen Blastomeren vertical oder nahezu vertical: natürlich geschieht dies am ehesten in den centralen Zellen, da diese



I II III

Fig. 78 I—III. Furchungsbilder von Torpedo ocellata und Scyllium canicula. (Nach Rückert.) I Stadium mit 16 Furchungskernen von Torpedo, II Stadium mit 64 Furchungskernen von Scyllium, III späteres Furchungsstadium von Scyllium, bei welchem 145 Zellen oberflächlich sichtbar sind.

in horizontaler Ausdehnung am kleinsten sind und also die verticale Ausdehnung leicht größer ist als die horizontale. Bei einer solchen Teilung wird die obere Teilzelle ein freies, ganz abgegrenztes Blastomer, die untere bleibt mit dem Dotter in Verbindung. Es sind also nicht mehr alle Blastomeren an der Oberfläche sichtbar; man sieht von den 32 Blastomeren meist nur 19—24.

Durch die 6. Teilung entstehen 64 Blastomeren (Fig. 78 II), durch die 7. 128. Dabei wächst die Zahl der freien Blastomeren sehr im Vergleich zu den mit dem Dotter zusammenhängenden Blastomeren; denn sowohl bei den Teilungen der peripheren Blastomeren als auch bei den Teilungen der untersten Blastomeren werden immer noch freie Blastomeren gebildet. An der Oberfläche ist jetzt nur noch ein relativ kleinerer Teil der Blastomeren sichtbar; z. B. fand man bei einem Furchungsstadium von 128 Zellen an der Oberfläche 68 Zellen, darunter 25 periphere, bei einem anderen Ei desselben Stadiums 76 Zellen, darunter 26 periphere.

Bei der 8. Teilung entstehen 256 Zellen; es zeigt sich aber bei dieser Teilung, daß diejenigen Zellen des Blastoderms, welche nahe am Rande liegen, sich etwas später teilen als die anderen Zellen. Bei den folgenden Teilungen ist der Zeitunterschied noch größer, und daher kann man von jetzt an nicht mehr von allgemeinen Teilungsperioden des Blastoderms sprechen; während ein Teil der Zellen in Teilung ist, bleibt ein anderer Teil in Ruhe.

Bei ungefähr 1000 Blastomeren, also ungefähr zu der Zeit, wenn die 10. Teilung bei allen Zellen beendet ist, tritt die Blastulahöhle auf. Sie ist anfangs ein Spaltraum, der unter der Masse der abgefurchten Blastomeren erscheint (Fig. 81). Während die Teilungen im Blastoderm fortschreiten, erweitert sich die Furchungshöhle auf

der einen Seite des Blastoderms (Fig. 83). Diese Erweiterung bezeichnet die embryonale Seite des Blastoderms, d. h. die hintere Seite, an welcher vom Rand aus die Gastrulation beginnt und die Embryonalanlage in die Keimscheibe hineinwächst [1]).

Fig. 79.

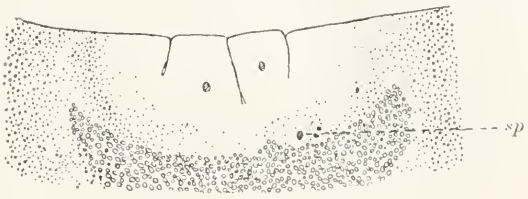


Fig. 79. Schnitt durch ein 16-zelliges Furchungsstadium von Torpedo. (Nach Rückert.) Die Kerne der Furchungszellen sind nur in den 2 mittleren Zellen auf dem Schnitt getroffen. *sp* überzählige Spermakerne.

Fig. 80.

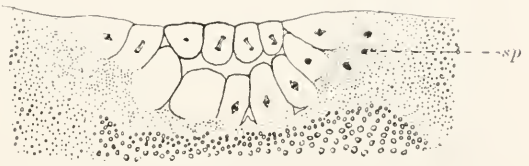


Fig. 80. Furchungsstadium von Torpedo ocellata mit 64 Furchungsmitosen. *sp* überzählige Spermakerne. (Nach Rückert.) (Vergl. Fig. 78 II.)

Fig. 81.

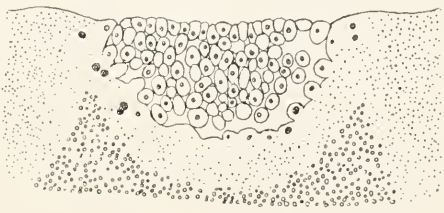


Fig. 81. Medianschnitt durch das Blastoderm von Torpedo am Ende der Furchungsperiode. Zwischen dem Blastoderm und dem Periblast erscheint die Furchungshöhle, hauptsächlich am hinteren Blastodermteil (rechts). Unter dem Blastoderm sieht man Periblastkerne und überzählige Spermakerne. (Nach Rückert.)

Periblastkerne und Nebenspermakerne.

Es müssen nun noch einige Worte über die Kerne im Dotter gesagt werden. Im Blastulastadium findet man am Rande des Blastoderms außerhalb desselben und ebenso an der Basis der Furchungshöhle da und dort Kerne, die einzeln oder öfter gruppenweise liegen (Fig. 83—85). Dieselben sind meistens von auffallender Größe und besitzen zum Teil ein anormal dichtes Chromatinnetz, so daß sie sich bei der Färbung ungewöhnlich dunkel färben. Die Kerne zeigen also derartige Veränderungen, wie man sie auch sonst bei im Dotter liegenden Kernen meroblastisch sich furchender Eier findet.

Diese Kerne können von zweierlei Ursprung sein, nämlich entweder von den peripheren Furchungszellen sich herleiten und demnach Periblastkerne darstellen, oder aber von den Nebenspermakernen abstammen, von welchen in dem vorigen Abschnitt die Rede war.

1) Es ist nicht bekannt, wodurch es bedingt ist, daß sich an einer Seite des Blastoderms die Erweiterung der Furchungshöhle und die Embryonalanlage bildet. Man weiß nicht bestimmt, ob die Richtung des entstehenden Embryo mit der Lage der Keimscheibe auf dem Dotter in Beziehung steht, oder mit der Excentricität des Furchungscentrums, oder mit der ersten Furchungsteilung oder mit irgend einem anderen Verhältnis.

Es ist nicht völlig aufgeklärt, wie weit Kerne ersterer Art in Betracht kommen. Früher haben Balfour und andere Autoren alle die Kerne im Dotter von den peripheren Furchungskernen abgeleitet. Demnach kommt den Kernen im Dotter ein ähnlicher Ursprung zu wie den Periblastkernen der Teleosteer [1]). Diese Auffassung wird auch von Sobotta vertreten.

Ferner muß die Ansicht von His (1897) erwähnt werden. His leitet neuerdings die Kerne des Dotters von Blastodermzellen ab, indem er annimmt, daß abgefurchte Blastodermzellen sich mit Dotterkörnchen beladen und mit der Dottermasse verschmelzen.

Rückert aber führt die Kerne im Dotter („Merocyten") auf die Nebenspermakerne zurück. Bis zu einem späten Furchungsstadium (kurz vor dem Auftreten der Furchungshöhle) bestreitet er ausdrücklich, daß Kerne vom Blastoderm aus in den Dotter gelangen; von dieser Zeit an läßt er die Möglichkeit eines solchen Vorganges offen [2]).

Ich bin der Ansicht, daß die Kerne, welche man im Blastulastadium am Rande des Blastoderms und am Boden der Furchungshöhle findet, einen zwiefachen Ursprung haben; ein Teil derselben stammt von den überzähligen Spermatozoen, ein anderer Teil von den peripheren Furchungskernen. Wir werden später sehen, daß es bei älteren Embryonen noch einen dritten Ursprung von Kernen des Dotters giebt, nämlich das subblastocöle Entoderm (Dotterentoderm) des Embryo. Man muß bedenken, daß der Aufenthalt in dem Dotter zu einer Veränderung der Natur der Kerne führt, und daß folglich Kerne von ganz verschiedener Herkunft ganz gleichartige Umwandlungen erleiden und folglich im Aussehen ganz ähnlich werden.

Ich stelle mir die Entstehung von Periblastkernen bei den Selachiern in folgender Weise vor. In dem Stadium mit 32 Furchungskernen stehen sowohl die peripheren Blastomeren als auch die untersten Blastomeren mit dem Dotter in continuirlicher Verbindung. Dasselbe gilt auch für die nächsten Furchungsstadien (vergl. Fig. 80); denn die Zellen teilen sich meist so, daß die eine Teilzelle als freies Blastomer dem Blastoderm beigefügt wird, die andere Teilzelle mit dem Dotter in Verbindung bleibt. Die letztere Zelle wird dabei natürlich an Protoplasma ärmer als die Mutterzelle, und nach mehreren derartigen Teilungen

---

1) Ich verweise auf den spätcren Abschnitt, in welchem die Entstehung des Periblastes der Teleosteer besprochen wird (6. Capitel).

2) Rückert zählte die Kerne des Blastoderms und zeigte, daß sie sich bei den ersten Teilungen ganz regelmäßig vermehren, indem nach jeder Teilung doppelt so viele Kerne vorhanden sind. Dies läßt sich bis zum Beginn der 9. Teilung verfolgen, und darauf begründet Rückert seine Meinung, daß bis zu dieser Zeit keine Kerne aus dem Blastoderm in den Dotter gelangen können. Selbstverständlich sind bei den Zählungen die Kerne derjenigen Zellen mitgezählt, welche an der Peripherie und an der Basis des Blastoderms sich befinden und mit dem Dotter zusammenhängen. Diese Zellen teilen sich so, daß die eine Teilzelle eine freie Blastodermzelle wird, die andere mit dem Dotter in Verbindung bleibt. Es ist also die Möglichkeit vorhanden, daß in einem späten Furchungsstadium die mit dem Dotter in Verbindung stehenden Zellen zum Periblast zusammenfließen und daß ihre Kerne in den Dotter geraten. — Beiläufig will ich erwähnen, daß Rückert früher den „Merocyten" eine erhebliche Beteiligung am Aufbau der Keimblätter zuschrieb und dabei ganz eigentümliche Zellbildungsvorgänge annahm. Ich habe mich in früheren Schriften mehrfach gegen seine damalige Auffassung ausgesprochen und bestritten, daß von den Kernen im Dotter eine Zellbildung ausgehe. Seit Rückert die „Merocyten" von überzähligen Spermakernen herleitet, ist er zu der Ansicht gekommen, daß „eine Beteiligung der von Spermaköpfen stammenden Merocyten an dem Aufbau des Embryo aus allgemeinen Gründen nicht wahrscheinlich ist".

sind die mit dem Dotter verbundenen Zellen so arm an Protoplasma, daß sie keine freien Blastodermzellen mehr erzeugen können; sie fließen dann mit einander zusammen, da sie ja bisher auch nur unvollkommen geschieden und an der Dottermasse nicht gegen einander abgegrenzt waren. Es bildet sich also sozusagen ein Syncytium, eine Schichte mit freien Kernen, welche das Blastoderm am Rande umgibt und sich unter dem Blastoderm hinzieht. Dann wirkt der umgebende Dotter hemmend auf den Lebensprozeß der Kerne ein und veranlaßt die genannten eigentümlichen Umänderungen der Kerne. Die Herkunft der in Rede stehenden Kerne ist also dieselbe wie bei den Periblastkernen der Teleosteer.

Da die Kerne, welche von den peripheren Furchungszellen abstammen, ganz dieselben Umwandlungen erfahren wie die Nachkommen der Spermakerne, sind sie von denselben immer schwerer zu unterscheiden; man kann also gegen Ende der Furchung die zwei Arten von Kernen nicht mehr auseinanderhalten, und werde ich sie bei der Beschreibung der Blastula- und Gastrulastadien nur einfach als Kerne im Dotter bezeichnen [1]).

Wenden wir uns nun nochmals zu den überzähligen Spermakernen und überblicken wir das Schicksal, welches dieselben im Laufe der Furchung erfahren. Wir haben gesehen, daß bei den ersten Perioden der Furchung auf die Teilung der Furchungskerne alsbald eine Teilung der Spermakerne folgt. Die Spermakerne sind von den Furchungskernen durch ihre geringere Größe verschieden, und die Mitosen der Spermakerne durch die geringere Zahl der Chromosomen (Rückert); denn nach den bekannten Gesetzen der Befruchtungslehre (p. 18) besitzen die Spermatozoen nur die halbe Zahl der Chromosomen (im Vergleich zu der Zahl, welche dem ersten Furchungskern und den von ihm abstammenden Kernen zukommt).

Solange die Spermakerne noch im Bereiche der Keimscheibe liegen und sich hier teilen, bemerkt man auch eine Abgrenzung von Zellkörpern; an der Peripherie der Furchungszellen sieht man dann zahlreiche Zellen, deren jede einen Spermakern enthält (Fig. 82); jedoch sind diese Zellen nur unvollständig gegen den Dotter abgegrenzt und

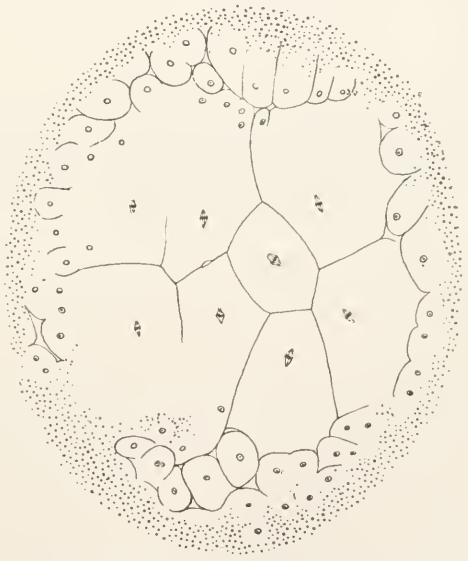


Fig. 82. Furchungsstadium mit 8 Furchungsspindeln von Scyllium canicula. (Nach Rückert.) Man sieht ringsum die Zellenbildung an den Nebenspermakernen.

1) Wir werden später sehen, daß auch von dem subblastocölen Entoderm Kerne in den Dotter gelangen, welche ähnliche Umwandlungen erfahren wie die soeben

haben nur vorübergehenden Bestand. Sie verschwinden in den späteren Furchungsstadien, wenn die peripheren Teile der Keimscheibe von den Furchungszellen in Anspruch genommen und die Spermakerne nach außen in den Dotter gedrängt werden.

Je mehr die Furchung fortschreitet, um so mehr werden die Spermakerne aus der Keimscheibe in den Dotter verschoben, und infolgedessen werden auch die Teilungen dieser Kerne immer seltener. Ferner zeigen sich bei den Teilungen verschiedene Anormalitäten, z. B. unvollkommenes Auseinandertreten der Tochterkerne oder multipolare Kernteilungsfiguren [1]). Es bilden sich Gruppen von Kernen, und die Kerne wachsen zu ungewöhnlicher Größe heran. Die Kerne erleiden die Umwandlungen, welche für Kerne im Dotter charakteristisch sind.

Die Gastrulation und die Keimblätter.

Zur Einführung dienen die Publicationen von Balfour (1878), H. E. Ziegler und F. Ziegler (1892), Rabl (1889—1896), Rückert (1887, 1889 u. 1899).

Demonstrationsmittel: Wandtafeln von Leuckart und Chun, Neue Serie No. 2—4. Wachsmodelle von Friedrich Ziegler in Freiburg i. B., Serie 23.

Die Entwickelung der Keimblätter der Selachier ist am genauesten bei Zitterrochen (Torpedo ocellata Rud. und Torpedo marmorata Risso) und bei Hundshaien (Pristiurus melanostomus Bonap. u. a.) beobachtet werden [2]). Die folgende Darstellung bezieht sich auf Torpedo.

Im Blastulastadium findet man unter dem Blastoderm die Furchungshöhle, und diese liegt etwas einseitig (wie schon oben gesagt wurde); sie ist nämlich hauptsächlich auf derjenigen Seite des Blastoderms entwickelt, welche dem späteren Hinterrand desselben genähert ist. Infolgedessen ist das Blastoderm auf dieser Seite verdünnt, während es nach der anderen Seite hin sehr dick ist und viele Zellen in der Höhe mißt. Es beginnen nun die obersten Zellen des Blastoderms ein Epithel zu bilden. Dieser Vorgang nimmt in dem verdünnten Teil des Blastoderms seinen Anfang und schreitet langsam über die ganze Blastodermscheibe fort. Gleichzeitig beginnt das Blastoderm sich auszubreiten, es nimmt an Ausdehnung zu, aber seine Dicke wird geringer.

Betrachten wir nun Fig. 83; das Blastoderm ist abgeflacht, am vorderen Teil (in der Figur rechts) noch ziemlich dick, auf der anderen Seite verdünnt; auf dieser Seite beginnt die Gastrulation, wobei die epitheliale Schichte eine Umstülpung erfährt (vergl. Fig. 84). Die

besprochenen Kerne. Was die Veränderungen der Kerne im Dotter betrifft, so ist zunächst die Vergrößerung zu nennen; die Kerne werden zu Riesenkernen (Meganuclei). Ferner zeigen die Kerne anormale Verteilung des Chromatins, meist auch mehrere große und klumpige Kernkörper. Die Kerne können nicht mehr in reguläre Mitose eintreten; man bemerkt multipolare Mitosen und polycentrische Anordnung des Chromatins (von His 1897 beschrieben). Es bilden sich oft Gruppen von dicht beisammenliegenden Kernen (vielleicht durch multipolare Mitose, vielleicht durch Amitose). Die Riesenkerne nehmen allerlei Gestalten an, insbesondere entstehen gelappte, verzweigte und hantelförmige Formen. Dabei kommt es auch zu Teilungen der Kerne (amitotische Kernteilung). In späten Stadien fließen oft mehrere alte Riesenkerne zu einer großen Masse zusammen. Ich habe das Verhalten der Riesenkerne in einer früheren Schrift beschrieben (1894).

1) Ueber die Kernteilungsfiguren der Nebenspermakerne muß ich auf die Darstellung von Rückert (1899) verweisen.

2) Die marinen zoologischen Stationen, insbesondere die Station zu Neapel haben viele Forscher mit ausgezeichnet conservirten Embryonen dieser Arten versorgt.

epitheliale Schicht ist im vorderen Teil des Blastoderms noch in Bildung begriffen. Die Zellen, welche hier unter der epithelialen Schicht liegen, ordnen sich zum Teil derselben ein [1]), zum Teil kriechen sie

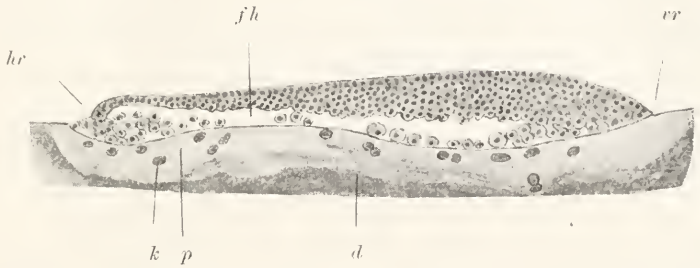


Fig. 83. Medianschnitt der Blastula des Zitterrochens (Torpedo ocellata R.). *fh* Furchungshöhle, *vr* vorderer Rand des Blastoderms, *hr* hinterer Rand desselben, an welchem die Gastrulation beginnt, *p* Periblast, *k* Kerne im Periblast, *d* Dotter (dunkel gezeichnet); die sich anschließende große Dotterkugel ist nicht dargestellt.

an dem Boden der Furchungshöhle hin und dienen hier zur Bildung des subblastocölen Entoderms, von welchem später die Rede sein wird. Der Boden der Furchungshöhle ist von dem Periblast gebildet, in welchem zahlreiche große Kerne liegen, deren Herkunft schon früher erörtert wurde (p. 111—114).

Zur Zeit der Gastrulation ist die epitheliale Schicht an der ganzen Oberfläche des Blastoderms wohl ausgebildet und stellt das Ektoderm

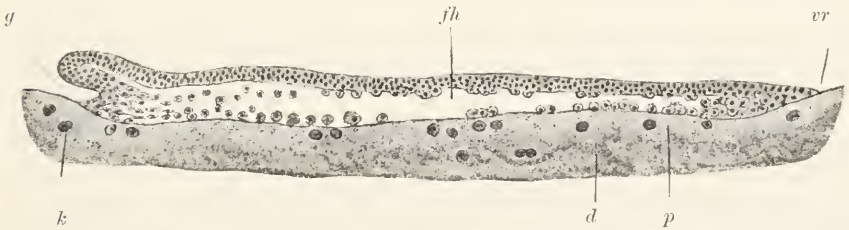


Fig. 84. Medianschnitt eines Blastoderms von Torpedo ocellata R. im Beginn der Gastrulation. *g* Gastralhöhle, *fh* Furchungshöhle, *vr* vorderer Rand des Blastoderms, *k* Kerne im Periblast, *p* Periblast, *d* Dotter.

dar. Am Hinterrande des Blastoderms entsteht eine Einstülpung der epithelialen Schicht (Fig. 84). Der eingestülpte Teil kann als untere Schicht oder als primäres Entoderm bezeichnet werden. Zwischen dieser Schicht und dem Periblast befindet sich eine Höhle, die Gastralhöhle.

Ein Teil der Zellen des Blastoderms, welcher nicht in die epithelialen Blätter aufgenommen wurde, bildet am Boden der Furchungshöhle eine Zellenschicht, welche man nach ihrer Lage als subblastocöles Entoderm bezeichnen kann. Besonders reichlich liegen solche Zellen da, wo die epitheliale Schicht an den Dotter anstößt,

1) Die Einordnung locker liegender Zellen in ein schon bestehendes Epithel ist von His (1894) beschrieben worden.

also längs des Randes des Blastoderms: die Bildung des subblastocölen Entoderms geht vom Rande aus gegen die Mitte, und diese Schicht bleibt an dem Rande mit der epithelialen Schicht in Zusammenhang. Da die Gastralhöhle durch Einstülpung der epithelialen Schicht entsteht, so findet man während der Gastrulation diesen Uebergang der epithelialen und der subblastocölen Schicht auch am ganzen Umfang der Gastralhöhle [1]). — Das subblastocöle Entoderm schiebt sich von allen Seiten her, insbesondere aber von der hinteren Seite her immer mehr in die Furchungshöhle hinein (Fig. 83 u. 84), bis es schließlich den ganzen Boden derselben bedeckt (Fig. 85). Zu der Zeit, wenn dies erfolgt ist, sind in den meisten Zellen dieser Schicht die Dotterkörnchen verschwunden, und die Schicht nimmt ein mesenchymähnliches Aussehen an, da die Zellen durch Ausläufer zusammenhängen [2]).

Während der Bildung der subblastocölen Schicht wird die Furchungshöhle niedriger; doch behält sie an einer Stelle, welche nahe an dem vorderen Rande der Keimscheibe liegt, eine relativ beträchtliche

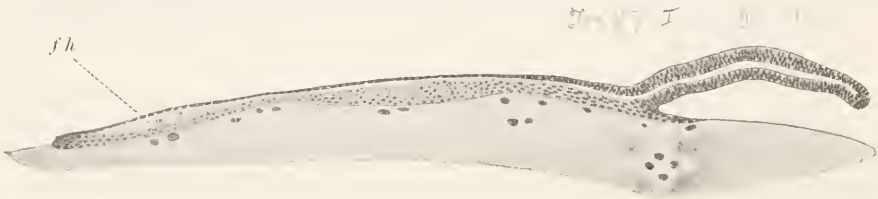


Fig. 85. Mediansehnitt der Gastrula des Zitterrochens (Torpedo ocellata) im Stadium der Fig. 86. *fh* Rest der Furchungshöhle, darunter das subblastocöle Entoderm. Die rechts zwischen der eingestülpten Schicht und dem Dotter befindliche Höhle ist die Gastralhöhle. Im Periblast sieht man zahlreiche Kerne.

Höhe; den hier befindlichen Teil der Furchungshöhle, welcher sehr lange fortbesteht, werden wir weiterhin als Rest der Furchungshöhle bezeichnen. Einige große und viel Dotter enthaltende Zellen finden sich in demselben. Das Ektoderm wölbt sich später über dieser Stelle in die Höhe, so daß ein knopfartiges Gebilde entsteht (Fig. 88 u. 97).

1) Das subblastocöle Entoderm erfährt an der Uebergangsstelle, wie es scheint, einen von der epithelialen Schicht ausgehenden Zuwachs; aus der Form und dem Aussehen der Zellen kann man schließen, daß an dem untersten Teile des eingestülpten epithelialen Blattes derartige Zellteilungen vorkommen, bei welchen die eine der Teilzellen herausrückt und weiterhin dem subblastocölen Entoderm zugehört. — Ich vermute, daß der innige Zusammenhang der eingestülpten Schicht und des subblastocölen Entoderms für die mechanische Erklärung des Umstülpungsvorganges von Bedeutung ist, da dadurch das vordere Ende der umgestülpten Schicht gewißermaßen festgehalten wird und infolgedessen die Umstülpung immer größer werden muß, während das Blastoderm sich ausdehnt.

2) Es giebt in dem subblastocölen Entoderm und auch in anderen Teilen des Blastoderms einzelne unregelmäßig verteilte Zellen, welche zur Zeit der Gastrulation noch einen großen Dotterklumpen enthalten; diese großen, dotterhaltigen Zellen sind noch lange zu sehen, während in den übrigen Zellen des Blastoderms alle Dotterkörnchen verschwinden. Rückert nannte diese Zellen Megasphären. Bestimmte Beobachtungen über den Ursprung und über das Schicksal dieser großen Dotterzellen liegen nicht vor. Ich habe die Meinung, daß sie von in die Keimscheibe eingesprengten Dotterteilen herrühren, welche bei der Furchung in einzelne Furchungszellen gelangen. Nach meiner Ansicht haben die Megasphären am Aufbau des Embryo keinen bestimmten Anteil, wofür auch die Unregelmäßigkeit ihres Auftretens spricht. Es ist fraglich, ob diese Zellen sich weiterhin teilen oder ob sie zu Grunde gehen; letzteres ist nach dem eigentümlichen Verhalten der Kerne nicht unwahrscheinlich.

Betrachten wir jetzt, in welcher Weise bei den späteren Stadien die Entwickelung der Gastralhöhle fortschreitet. Die Gastrulation findet nicht allein in der Mitte des Hinterrandes der Keimscheibe, sondern an dem ganzen Hinterrande statt. In der Mitte geht die Gastrulation am raschesten vor sich, und die Gastralhöhle schiebt sich in der Richtung der Medianebene des entstehenden Embryonalleibes am weitesten nach vorn vor; da aber der Gastrulationsvorgang an dem ganzen Hinterrande stattfindet, setzt sich die Gastralhöhle unter dem Hinterrande zum seitlichen Rande hin fort; der Vorgang schreitet allmählich am seitlichen Rande in der Art weiter, daß der seitliche Rand durch eine Rinne unterhöhlt wird, welche nach vorn hin allmählich verschwindet (Fig. 87, 88, 89). Da die Gastralhöhle bei ihrer Entwickelung das Ektoderm in die Höhe hebt, wird die Ausdehnung der Gastralhöhle schon an dem Oberflächenbilde der Keimscheibe sichtbar; den mittleren Teil der durch die Ausdehnung der Gastralhöhle gebildeten Erhebung, welcher der Anlage des Embryonalleibes entspricht, nennt man den Embryonalschild, die beiden seitlichen Teile nennt man die Randwülste. (Man betrachte die Oberflächenbilder Fig. 86 und 88.) Der unter dem Embryonalschild gelegene Teil der Gastralhöhle wird als axiale Gastralhöhle, der unter dem Randwulst gelegene als periphere Gastralhöhle bezeichnet.

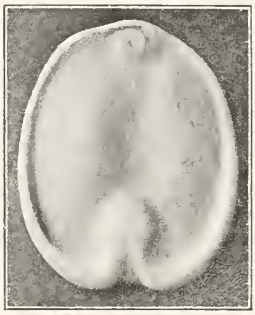


Fig. 86. Blastoderm von Torpedo im Stadium B. Vergrößerung 18mal. Man bemerkt hinten den Embryonalschild, vorn den Rest der Furchungshöhle, außen den Randwulst.

Das Mesoderm wächst aus der eingestülpten Schicht hervor. Der Vorgang beginnt jederseits am Hinterrande des Blastoderms, wo die axiale Gastralhöhle in die periphere Gastralhöhle übergeht. Die Mesodermbildung setzt sich dann sowohl nach innen auf das axiale Entoderm fort, als auch nach außen auf das periphere Entoderm. Es entsteht also jederseits ein axiales Mesoderm, welches die Mesodermstreifen darstellt, und ein peripheres Mesoderm, welches dem Rande des Blastoderms entlang geht[1]). Längs der Linie, in welcher das Mesoderm aus dem Entoderm hervorwuchert, bildet sich an der der Gastralhöhle zugewandten Seite des Entoderms eine Rinne; ich nenne dieselbe Verschmelzungsrinne oder Mesodermbildungsrinne, da an dieser Rinne das Mesoderm aus dem Entoderm herauswuchert (Fig. 17). Man kann dieselbe auch als Cölombucht bezeichnen, wenn man die Mesodermbildung theoretisch auf einen Ausstülpungsvorgang des Entoderms zurückführen will[2]).

1) Rabl bezeichnet das axiale Mesoderm als gastrales, das periphere als peristomales.

2) Die Bildungsweise, nach welcher das Mesoderm entsteht, kann am besten als Herauswuchern (Proliferation) bezeichnet werden. Rückert (1886) hat den Vorgang in folgender Weise beschrieben: „In dem mehrschichtigen Entoblast von Torpedo läuft die Zellvermehrung immer in der centralen, dem Darmlumen zugewandten Schicht ab, wie durch die Verteilung der karyokinetischen Figuren erwiesen wird. Diese Proliferationsschicht ist es denn auch, welche bei der Mesoblastproduction ausschließlich beteiligt ist. In ihr entsteht an den erwähnten Stellen des Hinterrandes (nämlich an der Mesodermbildungsrinne oder, wie Rückert sagt, an der Cölombucht) eine neue Generation von Zellen offenbar infolge sehr lebhafter Teilungen, wie aus der großen Menge von Mitosen und dem oft auffallend kleinen Kaliber der

Auf Fig. 87 sieht man 3 Schnitte durch einen Embryo, an welchem äußerlich der Embryonalschild hervortritt (wie bei Fig. 86) und bei welchem die Mesodermbildung begonnen hat. Der vorderste Schnitt geht durch den vorderen Teil des Embryonalschildes; er zeigt in der Mitte die axiale Gastralhöhle und am Rande eine Bucht, welche der peripheren Gastralhöhle angehört; die Mesodermbildung ist noch nicht bis zu diesem Schnitte vorgeschritten. Fig. 87 II geht durch das

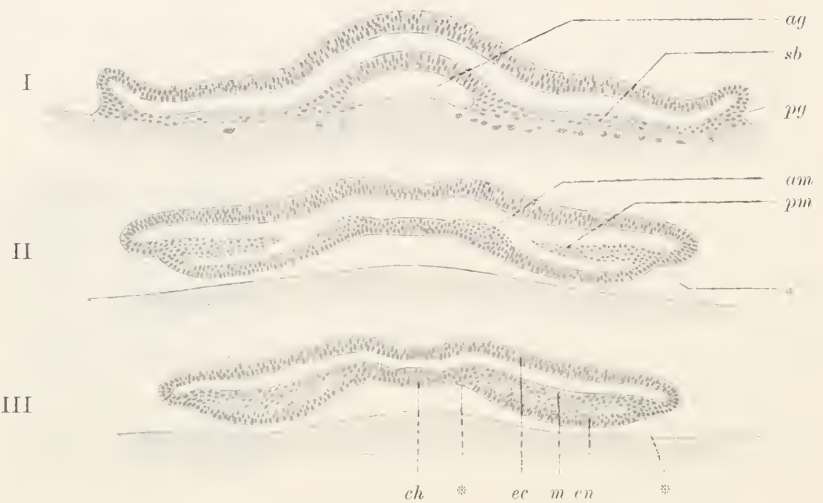


Fig. 87. Querschnitte durch einen Embryo von Torpedo im Stadium B (vergl. Fig. 86). *ag* axiale Gastralhöhle, *am* axiales Mesoderm, *pg* periphere Gastralhöhle, *pm* peripheres Mesoderm, *ch* Chordaanlage, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *m* Mesoderm. Bei * die Mesodermbildungsrinne.

hintere Drittel des Embryonalschildes und zeigt am Rande das periphere Mesoderm und eine deutliche Rinne an der Stelle, wo dasselbe aus dem peripheren Entoderm herauswuchert (Mesodermbildungsrinne); in der Mitte bemerkt man einen Streifen des Entoderms, welcher für die Bildung der Chorda bestimmt ist (das Chordaentoderm), und daneben jederseits sieht man das beginnende Hervorwuchern des axialen Mesoderms. Am Rande der Blastodermscheibe gehen das axiale und

jugendlichen Zellen hervorgeht. Die letzteren drängen nun gegen die dorsale Oberfläche des Entoderms vor, treten hier in den Raum zwischen die beiden primären Keimblätter aus und stellen alsdann die erste Anlage des mittleren Blattes dar."

In ähnlicher Weise ist die Mesodermbildung bei Pristiurus von Rabl beobachtet worden. „Zwischen Chordaentoderm und Darmentoderm bemerkt man eine kleine, grubige Vertiefung, und man kann sich leicht überzeugen, daß hier insofern eine Continuitätstrennung des Entoderms besteht, als Chordaentoderm und Darmentoderm nicht unmittelbar in einander übergehen, sondern beide sich ins Mesoderm fortsetzen. Im Grunde der Grube oder in geringer Entfernung davon bemerkt man häufig Teilungsfigurен, deren Achsen so stehen, daß sie ungefähr gegen die Grube hinziehen. Aehnliche Verhältnisss finden sich in der Nähe des Blastodermrandes; auch hier sieht man eine kleine, grubige Vertiefung, und die Wände der Grube setzen sich einerseits ins Mesoderm, andererseits ins Ektoderm des Umschlagsrandes, sowie in den lateralen Rand des Entoderms fort. Auch hier sieht man im Grunde der Grube oder nicht weit davon entfernt häufig Kernteilungsfiguren, mit der Achse gegen die Grube gerichtet."

das periphere Mesoderm in einander über, wie der nahe am Rande liegende Schnitt Fig. 87 III zeigt. Man erkennt die periphere Mesodermbildungsstelle mit einer deutlichen Mesodermbildungsrinne (bei *) und neben dem Chordaentoderm die axiale Mesodermbildungslinie, welche auf diesem Schnitt ebenfalls eine deutliche Rinne aufweist (bei *).

Wir wollen nun die weitere Entwickelung des Mesoderms verfolgen, welche das Stadium der Fig. 88 zeigt. Die Ausdehnung des Mesoderms ist auf dem Grundriß Fig. 88 II durch dunklen Ton bezeichnet; in diesem Grundriß ist auch die Lage der Querschnitte Fig. 89 I—VI eingetragen.

Die Bildung des axialen Mesoderms ist bis zum Vorderende der Darmanlage vorgeschritten; wie schon bei dem vorigen Stadium gesagt wurde, geschah dies in der Weise, daß das Entoderm jederseits vom Chordaentoderm sich verdickte und daß dann die Zellen sich lockerten und das Mesoderm aus dem Entoderm hervorwucherte. Das axiale Mesoderm hat aber nur am Vorderende und am Hinterende den Zusammenhang mit dem Entoderm bewahrt (Fig. 89 I und V—VI) und sich dazwischen vollständig von demselben abgelöst (Fig. 89 II—IV).

Die vordere Verbindung liegt vor dem Schnitt Fig. 89 I; an diesem Schnitt sieht man das Mesoderm neben dem Chordaentoderm nahe an das Entoderm herantreten, und auf den Schnitten, welche weiter nach vorn hin bis zum Vorderende des Darmrohres folgen, steht das Mesoderm an eben dieser Stelle immer deutlicher mit dem Entoderm in Verbindung.

An dem Hinterrande und dem Außenrande des Blastoderms besteht die Verbindung des Mesoderms mit dem Entoderm in großer Ausdehnung. Auf dem Grundriß Fig. 88 II ist der Verlauf der Mesodermbildungslinie durch einen dunklen Strich markirt: man sieht, daß diese Linie dem Blastodermrand annähernd parallel geht und daß sie neben der Randkerbe sich einwärts wendet (bei *). An diesem einwärts umgebogenen Ende hat der Schnitt Fig. 89 V die Mesodermbildungslinie getroffen, und wir sehen daraus, daß an dieser Stelle durch längere Zeit hindurch der Proceß der Mesodermbildung fortgeht (während weiter vorn das axiale Mesoderm schon vom Entoderm abgelöst ist). Ebenso verhält sich der ganze periphere Teil der Mesodermbildungslinie; parallel dem ganzen Hinterrande und an dem ganzen Seitenrande ist die Mesodermbildung noch im Fortschritt begriffen. Auch in dem peripheren Teil der Gastralhöhle zeigt sich entsprechend dem Verlauf der Mesodermbildungslinie eine Rinne, die Mesodermbildungsrinne (Fig. 89 III—V bei **).

Am vorderen Rande des Blastoderms, wo die periphere Gastralhöhle nur andeutungsweise zur Entwickelung kommt, wächst das Mesoderm zwischen dem Ektoderm und dem subblastocölen Entoderm (eben an der Uebergangsstelle) hervor [1]).

1) Es hat stellenweise den Anschein, als ob das Mesoderm eher durch Abtrennung (Delamination) aus der subblastocölen Schicht, denn durch Einwucherung entstehe; ich glaube aber doch, daß man den letzteren Vorgang als den wesentlichen ansehen muß, besonders wenn man die Entstehungsweise des Mesoderms am Hinterrande und die späteren Vorgänge am Vorder- und Seitenrande im Auge behält. Rückert (1887) spricht die andere Ansicht aus: „Wenn die Mesoblastbildung bis zum vorderen Abschnitt des Seitenrandes vorgedrungen ist, löst sich am Rande die oberflächliche Schicht des Entoblasts von ihrer Unterlage ab und stellt ein mittleres Blatt dar."

Das an den Seitenrändern und am Vorderrande entwickelte Mesoderm ist anfangs ein schmaler, mehrere Zellen in der Dicke messender Streifen, der an der Oberfläche des Blastoderms eine Erhöhung hervorruft, die als eine continuirliche Fortsetzung des früher schon erwähnten Randwulstes erscheint. Dieses am Vorderrande und an den Seitenwänden entwickelte Mesoderm zerfällt bald in einzelne dickere Zellmassen, welche durch dünne Verbindungen zusammenhängen, und es mag im voraus erwähnt werden, daß aus diesen dickeren Zellgruppen Blutinseln entstehen werden und daß sie zahlreichen Blutkörperchen den Ursprung geben. Man sieht die Blutinseln an den Figuren 88, 92 u. 97.

Das subblastocöle Entoderm schließt sich ganz an den Periblast an; die tieferen Zellen dringen in den Dotter ein, die anderen bilden an der Oberfläche des Periblastes ein einschichtiges Epithel, welches

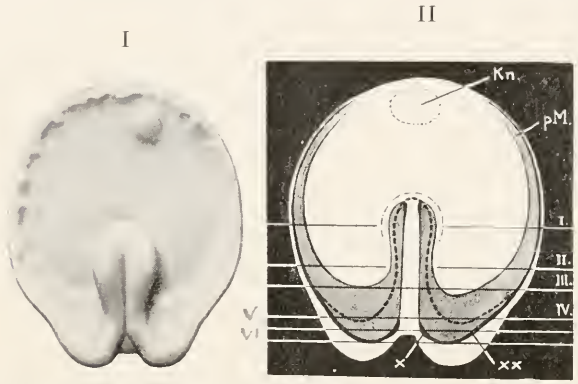


Fig. 88 I u. II. Blastoderm von Torpedo im Stadium C. I Oberflächenansicht, II schematischer Grundriß; in diesem ist die Lage der in Fig. 89 abgebildeten Schnitte I bis VI angegeben. Das Mesoderm ist durch einen grauen Ton bezeichnet, die Mesodermbildungsrinne durch eine dicke schwarze Linie, die Grenzen der Gastralhöhle durch eine punktirte Linie. *Kn* Blastocölblase (Rest der Furchungshöhle), *pM* peripheres Mesoderm. Vergrößerung 18mal.

man als Dotterepithel bezeichnen kann (Fig. 89 und 90). Die Kerne der Zellen, welche in den Dotter eindringen, erleiden dieselben Umwandlungen wie die Periblastkerne und die Nebenspermakerne, welche früher schon in den Dotter eingedrungen sind; sie sind von denselben weiterhin nicht mehr zu unterscheiden. Man findet also in allen späteren Stadien das Dotterepithel so weit auf dem Dotter ausgebreitet, als das Blastoderm den Dotter berührt; und unter dem Dotterepithel liegen zahlreiche große Kerne (Fig. 90 u. 119). In dem Dotterepithel kommen noch Mitosen vor, aber die tiefer gelegenen Kerne zeigen keine Mitosen mehr, wohl aber eingeschnürte und hantelförmige Formen, welche auf amitotische Teilung hinweisen. Auch sieht man manche der sehr groß gewordenen Kerne mit einander verschmolzen [1]).

An dem Entoderm, welches die axiale Gastralhöhle begrenzt, entwickelt sich in der Mittellinie die Chorda. Ein medianer Streifen setzt sich von den seitlich anstoßenden Teilen ab und stellt das Chordaentoderm dar; dieses faltet sich in der Medianebene aufwärts, wobei die seitlich anstoßenden Teile median zusammenrücken. Das aufwärts zusammengefaltete Chordaentoderm bildet einen compacten runden Strang, die Anlage der Chorda [2]). Der Vorgang der Chordabildung

1) Genaueres über das Verhalten der Kerne im Dotter findet man in den Schriften von Ziegler (1894) und His (1900).

2) Die Chordabildung der Selachier ist also im Grundzug ganz ähnlich wie diejenige des Amphioxus; während aber bei Amphioxus das Chordaentoderm eine sehr deutliche Falte bildet, deren Blätter durch die Chordarinne getrennt sind, liegen bei den Selachiern die beiden Blätter der Falte dicht auf einander, so daß die Chorda-

beginnt im Rumpfteile des Embryo und schreitet von da nach hinten und auch nach vorn hin fort. Das Chordaentoderm ist im Stadium der Fig. 86 auf den Schnitten Fig. 87 II u. III zu sehen. Im Stadium der Fig. 88 ist auf den Schnitten Fig. 89 II u. III der Chordastrang schon gebildet, auf den weiter vorn und weiter hinten gelegenen Schnitten ist aber noch das ungefaltete Chordaentoderm vorhanden (Fig. 89 I u. IV).

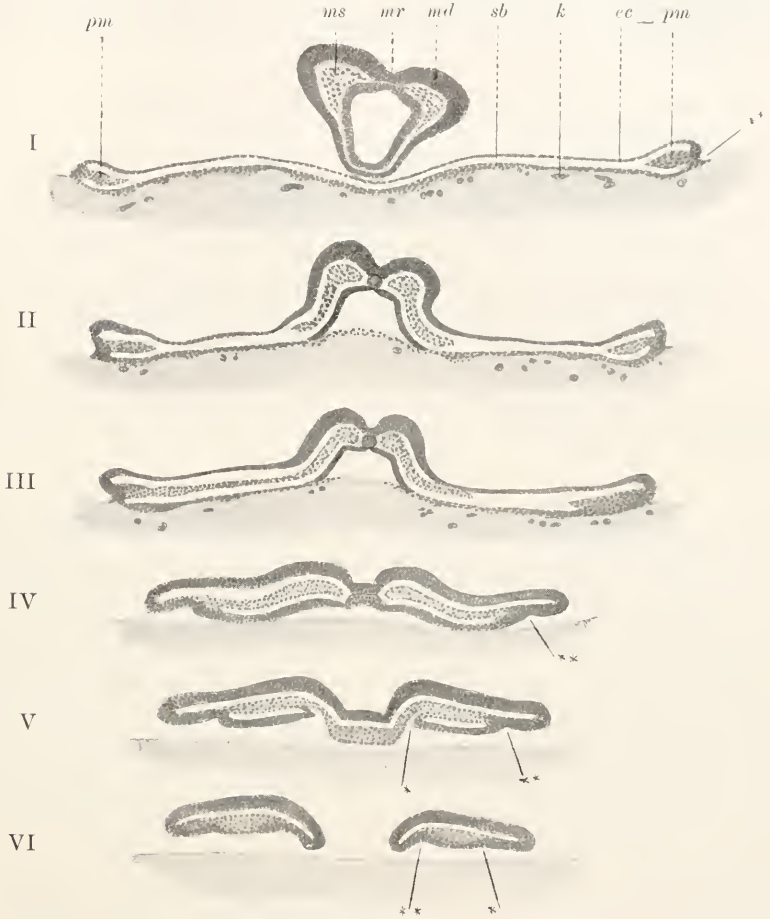


Fig. 89 I—VI. Schnitte durch einen Embryo von Torpedo im Stadium C (vergl. Fig. 88II). *ec* Ektoderm, *k* Kerne im Dotter, *md* Medullarplatte, *mr* Medullarrinne, *ms* Mesoderm, *pm* peripheres Mesoderm, *sb* subblastocöles Entoderm (Dotterepithel).

Nachdem sich aus dem axialen Entoderm (d. h. dem primären Entoderm an der axialen Gastralhöhle) das Mesoderm und die Chordaanlage abgetrennt haben, bildet dasselbe die Wand des Darmkanales und kann daher als Enteroderm bezeichnet werden. An seinem unteren Rand schließt sich das Enteroderm an das Dotterepithel an.

anlage wie eine solide Verdickung des Entoderms erscheint. Nur die Stellung der Zellen zeigt, daß eine Auffaltung vorliegt. Gute Abbildungen der Chordabildung bei Torpedo hat Swaen (1887) gegeben.

Es bedarf dies keiner besonderen Erklärung, da das gastrale Entoderm schon im Stadium der Fig. 87 I nach den Seiten hin in das subblastocöle Entoderm überging, und das Dotterepithel aus dem letzteren entstanden ist. Man sieht den Uebergang des Enteroderms in das Dotterepithel auf vielen Figuren (Fig. 89 II u. III, 100), am deutlichsten in Fig. 90.

Während sich der Körper des Embryo über die Fläche des Blastoderms erhebt, wird die Darmhöhle, welche aus der axialen Gastralhöhle hervorgeht, immer schmäler und höher: sie verengt sich in ihrem

Fig. 90. Abschluß des Darmes bei einem Torpedo-Embryo des Stadiums F; Uebergang des Enteroderms in das Dotterepithel. (Nach His, 1900.) Die Figur ist ein Detailbild zu einem ähnlichen Querschnitt wie Fig. 100.

unteren Teil und schnürt sich von dem Dotterepithel ab: dies geschieht zuerst im Bereich des Vorderdarmes und später auch im Bereich des Spiraldarmes. Das Darmrohr bleibt mit dem Dotter nur an einer Stelle verbunden, nämlich da wo der Dottergang sich ausbildet. — Die weitere Entwickelung des Darmkanals wird in einem späteren Abschnitt besprochen (p. 143 u. f.).

Nach der Bildung der Chorda wird an der Dorsalseite des Darmrohres noch ein kleiner Strang längs der Medianebene von dem Entoderm abgeschnürt, die Hypochorda. Dieselbe legt sich der Chorda dicht an (Fig. 106, 113, 115) und verschwindet später ohne in ein Organ überzugehen. Es ist eine rudimentäre Anlage, welche in ähnlicher Weise auch bei Amphibien und höheren Wirbeltieren auftritt, und deren phyletischer Ursprung und Bedeutung noch dunkel sind [1]).

Vergleich der Keimblätterbildung der Selachier mit derjenigen der Amphibien.

Zum morphologischen Verständnis der Selachierentwickelung ist es notwendig, dieselbe mit der Entwickelung nach inäqualer Furchung, z. B. mit der Amphibienentwickelung, zu vergleichen. Im Blastulastadium entspricht das Blastoderm der Selachier der kleinzelligen Hälfte eines inäqual gefurchten Eies (vergl. Fig. 91 A und Fig. 91 B). Am Boden der Furchungshöhle findet man bei dem Typus der inäqualen Furchung die Masse der dotterbeladenen großen Zellen, bei den Se-

1) Klaatsch (1897) betonte, daß bei der ersten Anlage der Hypochorda eine Rinne längs des Darmrohres entsteht. Er setzt diese Rinne der Epibranchialrinne des Amphioxus homolog, welche in der dorsalen Medianlinie längs des Kiemendarmes zieht.

lachiern aber das subblastocöle Entoderm, den Periblast und die Dotterkugel. Periblast und Dotterkugel entsprechen offenbar der Masse der dotterbeladenen großen Zellen, während das subblastocöle Entoderm, welches nachher das Dotterepithel bildet, den obersten Zellenlagen der Masse der Dotterzellen homolog gesetzt werden kann.

Gehen wir zu dem Stadium über, in welchem die Gastrulation beginnt, so sehen wir bei den Amphibien zuerst eine bogenförmige Rinne auftreten, die Rusconi'sche Rinne, an welcher die Einstülpung, also die Bildung der unteren Schicht vor sich geht, und von wo die

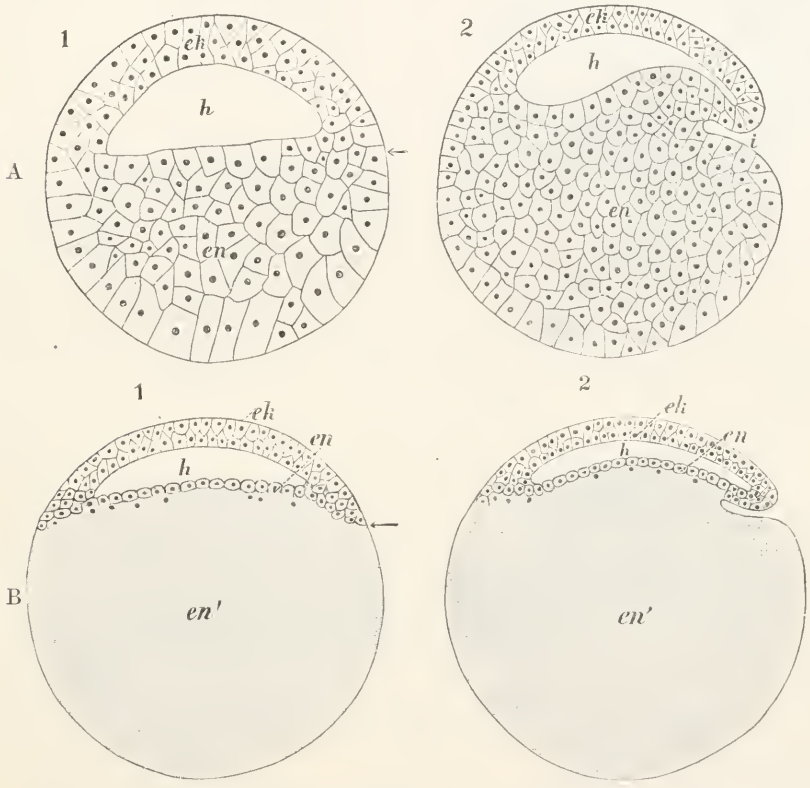


Fig. 91 *A*. Blastula und junge Gastrula der Amphibien, schematisch. (Nach Boas.) *h* Furchungshöhle, *i* Gastralhöhle.

Fig. 91 *B*. Blastula und Gastrula der Selachier, schematisch. (Nach Boas.) *ek* Ektoderm, *en* Dotterepithel, *en'* Dotterkugel, *h* Furchunghöhle.

axiale Gastralhöhle eindringt (Fig. 91). Dem Rande dieser Rinne entspricht der Hinterrand des Blastoderms der Selachier. Der vordere Rand des Blastoderms der Selachier ist dem ventralen Uebergangsgebiet der kleinen und großen Zellen der Amphibien homolog zu setzen.

Wie bei den Amphibien die Rusconi'sche Rinne, welche der äußere Ausdruck der Gastrulation ist, anfangs nur einen kleinen Bogen bildet und allmählich nach der Ventralseite sich verlängert, so erstreckt sich der Gastrulationsvorgang bei den Selachiern zuerst auf den Hinterrand und setzt sich auf die Seitenränder des Blastoderms fort (axiale und

periphere Gastralhöhle). Jedoch geht der Proceß bei den Selachiern niemals bis zum vorderen Rande des Blastoderms. — Wie aus der unteren Schicht der Amphibien Mesoderm, Chorda und Enteroderm hervorgehen, so giebt die eingestülpte Schicht der Selachier denselben Anlagen den Ursprung. Während aber bei den Amphibien die Bildung des Mesoderms gleichzeitig mit dem Einstülpungsvorgang erfolgt, ist bei den Selachiern die Einstülpung bereits weit vorgeschritten, wenn das Mesoderm erscheint.

Wenn bei den Amphibien die Rusconi'sche Rinne zu einem Kreise sich schließt (Rusconi'schen Kreis), schreitet die Bildung des Mesoderms längs derselben nach der Ventralseite des Blastoporus hin fort, wie bei den Selachiern die Entwickelung des Mesoderms nach dem vorderen Rande des Blastoderms hin sich fortsetzt (peripheres Mesoderm). — Die Mesodermbildungsrinne der Selachier entspricht jener Rinne oder Einkerbung, welche auch bei den Amphibien längs des Zusammenhanges des Mesoderms und des Entoderms zu verfolgen ist (welche O. Hertwig eingehend beschrieben hat, weil sie für die Cölomtheorie von wesentlicher Bedeutung ist). Wie sich die Mesodermbildungsrinne der Selachier am seitlichen Rand der Blastodermscheibe fortsetzt, so erstreckt sich jene Rinne bei den Amphibien auf die Seitenteile des Blastoporusrandes. (Vergl. das Capitel Amphibien.)

Das axiale Mesoderm der Selachier entspricht den beiden Mesodermstreifen der Amphibien und zerfällt hier ebenso wie dort in die Ursegmente und die Seitenplatten. — Das periphere Mesoderm der Selachier kann nicht in derselben Weise verwandt werden wie bei den Amphibien, da bei den Selachiern infolge der Größe der Dotterkugel die Umwachsung derselben lange Zeit braucht, und es folglich nicht mehr möglich ist, daß der ganze Randwulst mit dem peripheren Mesoderm in die Schwanzanlage des Embryo zusammengezogen wird, wie dies bei den Amphibien der Fall ist. Infolgedessen wird bei den Selachiern nur ein kleiner Teil des Randwulstes in das Hinterende des Embryo einbezogen, wie wir im übernächsten Abschnitt sehen werden, während der übrige Randwulst mit dem Umwachsungsrand langsam über die Dotterkugel sich weiterschiebt und das periphere Mesoderm dieses Teiles eine neue Function erhält, nämlich die Bildung von Blutanlagen. — Wie schon früher gesagt wurde (p. 18—24), können alle die Unterschiede des inäqualen und des discoidalen Entwickelungstypus aus der größeren Dottermasse des letzteren erklärt werden.

Die Entstehung des Medullarrohres.

Die wichtigsten Schriften sind dieselben wie bei dem Abschnitt: Gastrulation.

Das Oberflächenbild der Anlage des Embryonalleibes zeigt während der nächsten Stadien zwei wichtige Vorgänge: die Bildung des Medullarrohres und die Vereinigung der beiden Schwanzlappen. — Das Medullarrohr entsteht in folgender Weise: Während das Ektoderm im Uebrigen im ganzen Bereiche des Blastoderms sich verdünnt, verdickt es sich im Bereiche der Anlage des Embryonalleibes; hier bildet das mehrschichtige Ektoderm eine längliche Platte, die Medullarplatte. In der Mittellinie ist dieselbe etwas dünner, und hier senkt sich die Medullarplatte ein, so daß eine Rinne entsteht, die Medullarrinne. Diese zeigt am Hinterrande des Blastoderms eine deltaförmige Verbreiterung (Fig. 88 und 96).

Allmählich werden die Medullarplatten seitlich gegen das anstoßende Ektoderm deutlicher abgegrenzt, und der äußere Rand der Medullarplatten erhebt sich, wodurch die Medullarwülste gebildet werden; diese Vorgänge machen sich zuerst am Vorderende der Embryonalanlage bemerklich (Fig. 88) und schreiten nach hinten hin fort. Im Stadium der Fig. 92 sieht man in der ganzen Länge der Embryonalanlage median die Medullarrinne, seitlich die Medullarwülste, welche von dem erhobenen Rande der Medullarplatten gebildet sind (Fig. 93).

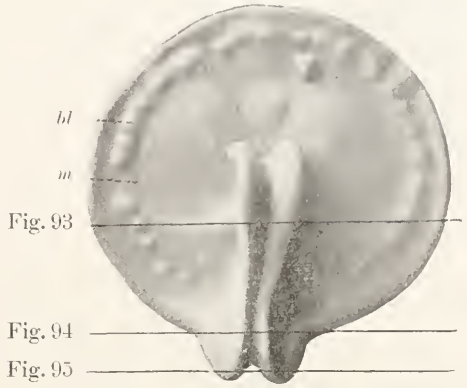


Fig. 92. Blastoderm von Torpedo im Stadium D. Vergrößerung 18mal. *bl* Blutinseln, *m* Grenze des peripheren Mesoderms gegen den mesodermfreien Teil des Blastoderms. Auch ist die Lage der 3 Schnitte Fig. 93, 94 und 95 eingezeichnet.

Zu dieser Zeit hebt sich der Embryo höher über die Fläche des Blastoderms empor: es ist dies nicht nur durch die Vorgänge an

Fig. 93.

Fig. 94.

Fig. 95.

Fig. 93—95. 3 Schnitte durch das in Fig. 92 dargestellte Blastoderm. — *bl* Blutinsel, *ch* Chorda, *mp* Medullarplatte, *m* Mesoderm, *d* Gastralhöhle, *sb* Dotterepithel (subblastocöles Entoderm), *d* Dotter. Bei ** die Verbindung des Mesoderms mit dem Entoderm.

der Medullarplatte bedingt, sondern beruht auch auf dem Höherwerden der axialen Gastralhöhle und auf der Bildung der Chorda und der beginnenden Entwickelung der Ursegmente. Ferner schnürt sich das Vorderende des Embryo von der Fläche des Blastoderms ab, oder, wie man wohl richtiger sagen würde, durch Verlängerung der Medullarplatte, des axialen Entoderms und Mesoderms wächst das Kopfende

frei aus dem Blastoderm hervor. Dabei wird die Medullarplatte vorn abwärts gekrümmt, wie dies schon im Stadium der Fig. 92 der Fall ist.

Die Einfaltung der Medullarplatte beginnt ganz langsam; allmählich nehmen die beiden Hälften derselben eine mehr geneigte Lage gegen einander an, und später biegen sich ihre äußeren Ränder zusammen; das so gebildete Medullarrohr kommt zuerst in der Nackengegend zum Verschluß, und von da geht die Vereinigung der Medullarwülste nach vorn und nach hinten weiter (Fig. 97); am Vorderende bleibt das Medullarrohr lange Zeit offen (vorderer Neuroporus, Fig. 98); es schließt sich hier ungefähr zu derselben Zeit, wenn der Schließungsproceß das Hinterende erreicht und dort die Bildung des Canalis neurentericus herbeiführt.

Der vordere Teil der Medullarplatte, welcher dem Gehirn entspricht, ist bei manchen Selachiern sehr breit und schließt sich später als das übrige Medullarrohr. Man kann in diesem Falle an der Medullarplatte schon ehe sie zusammengefaltet ist, die Ausstülpung der Augenblasen beginnen sehen, welche auf der Oberfläche der Gehirnplatte in der Entstehung von 2 Gruben sich zeigt (Fig. 96 *0*). Ferner hat Locy (1895) zu dieser Zeit am Rande der Medullarplatte eine Reihe von kleinen Verdickungen bemerkt (Fig. 96 *2—10*); er spricht daher von Metameren der Medullarplatte (Neuromeren), welche aber zu den Mesodermsegmenten des Kopfes keine regelmäßige Beziehung besitzen. Die ersten Neuromeren gehören dem Vorderhirn und Mittelhirn an, die Neuromeren 6—12 dem Nachhirn; die letzteren sind noch nach dem Schluß des Medullarrohres am Rande des 4. Ventrikels zu erkennen.

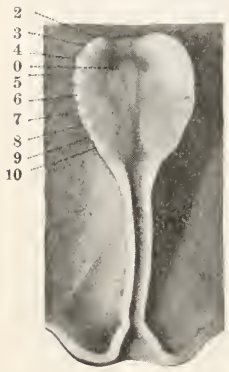


Fig. 96. Embryo von Squalus acanthias im Stadium D. Die Medullarplatte ist im Kopfteil noch nicht aufgefaltet; man sieht die Augengruben (*0*) und die Gliederung am Rande. Vergrößerung 10mal. (Nach Locy 1895.)

Das Ohrbläschen entsteht aus einer grubenförmigen Einsenkung des Ektoderms an der Außenseite des Nachhirnes (Fig. 21 auf p. 34.) Wenn sich dasselbe schließt und von der Haut zurückzieht, bleibt es durch einen Gang mit dem Ektoderm verbunden (Ductus endolymphaticus), dessen Oeffnung der ursprünglichen Einstülpungsöffnung entspricht und sich dauernd erhält.

Die Anlagen der Spinalganglien entstehen aus der Nervenleiste (Ganglienleiste), einem Zellstrang, welcher am Rande der Medullarplatte, also an der Grenze zwischen dem Medullarrohr und dem Ektoderm, hervortritt (Fig. 115 u. 113). Aus dieser Nervenleiste wachsen die Spinalganglien heraus, indem sich, entsprechend den Ursegmenten, Verdickungen bilden und die zwischenliegenden Teile der Leiste schwinden. Die ursprüngliche Verbindung der Ganglien mit dem dorsalen Rande des Medullarrohres wird gelöst, und es entsteht etwas tiefer eine neue Verbindung mit dem Medullarrohr, welche die dorsale Wurzel darstellt. Nahezu gleichzeitig kommen am ventralen Teile des Medullarrohres die ventralen Wurzeln hervor und wachsen nach dem ventralen Ende des Spinalganglions hin, wo sie in den von dem Spinalganglion ausgehenden Spinalnerven eintreten.

In ähnlicher Weise, wie die Nervenleiste am Rückenmark entsteht, bildet sich auch eine solche am Gehirn; aus ihr geht vorn das Ganglion des Trigeminus hervor (Ganglion Gasseri), ferner erzeugt sie vor dem Ohrbläschen die Ganglien des Facialis und Acusticus, und hinter dem Ohrbläschen giebt sie dem Glossopharyngeus und dem Vagus den Ursprung. — Was die anderen Hirnnerven betrifft, sind Oculomotorius, Trochlearis, Abducens und Hypoglossus nicht von der Nervenleiste herzuleiten, sondern wachsen nach Art der ventralen Wurzeln des Rückenmarkes aus dem Gehirn hervor (VAN WIJHE u. A.)[1].

Die Ganglien des Sympathicus werden von den Spinalganglien aus gebildet; es sind abgetrennte Teile derselben, welche an den Spinalnerven eine Strecke weit längs der Innenfläche des Myotoms abwärts wandern und sich auf der Höhe der Aorta medianwärts wenden.

Die Vorgänge am Schwanzende.

Betrachten wir nun die Vorgänge, welche zur Bildung des Schwanzendes des Embryo führen. An der Stelle, wo die Medullarrinne mit ihrer deltaförmigen Verbreiterung endet, bildet sich eine Einkerbung des Hinterrandes des Blastoderms; man kann dieselbe Randkerbe nennen oder sie nach ihrer späteren Bedeutung als rinnenförmige Anlage des Canalis neurentericus bezeichnen [2]. Die beiden seitlichen Teile des Hinterrandes, welche durch diese mediane Kerbe getrennt sind, bilden die Schwanzlappen (Caudallappen), welche für die Bildung des Schwanzendes des Embryo bestimmt sind (Fig. 88). Im Verlaufe der weiteren Entwickelung nimmt die Randkerbe an Tiefe zu, und die Schwanzlappen treten weiter hervor (Fig. 92). — Es ist zu beachten, daß in den Schwanzlappen alle Keimblätter in Verbindung stehen. Denn am Hinterrande des Blastoderms ging das Entoderm durch Umschlag aus dem Ektoderm hervor, und wucherte das Mesoderm aus dem Entoderm heraus, wie bei den jüngeren Stadien gezeigt wurde. Das Mesoderm in den Schwanzlappen hängt nach vorn mit den Mesodermstreifen, nach den Seiten hin mit dem peripheren Mesoderm zusammen; es zeigt stets lebhafte Zellvermehrung und dient zur Verlängerung der Mesodermstreifen. Seine Verbindung mit dem Entoderm bleibt sehr lange erhalten (Fig. 103, 104, 108—110).

Das Schwanzende des Embryo wird dadurch gebildet, daß die beiden Schwanzlappen sich zusammenlegen (Fig. 97). Es geschieht dies in folgender Weise: Während die beiden Hälften der Medullarplatte sich zusammenkrümmen, erheben sich die Schwanzlappen und gehen aus der horizontalen Lage in eine schiefe und dann in eine verticale Stellung über. Oben läuft die Medullarfurche, unten die Gastralhöhle zwischen den Schwanzlappen aus (Fig. 101—104); man kann sich vorstellen, daß die Medullarfurche nach hinten in die Randkerbe umbiegt und mittels derselben in die ventrale Darmrinne sich fortsetzt.

1) Hinsichtlich des Oculomotorius und des Trochlearis stimmen aber die Darstellungen der Autoren nicht überein. Miss PLATT (1891) giebt an, daß der Trochlearis gemeinsam mit dem Trigeminus von der dorsalen Nervenleiste entstehe, der Oculomotorius von dem Ciliarganglion auswachse. Nach MARSHALL und SPENCER (1886) entsteht der Oculomotorius an der Basis des Mittelhirnes, und stellt der Trochlearis einen abgetrennten Teil des Trigeminus dar.

2) Der Ausdruck Randkerbe wird von RABL gebraucht, die Bezeichnung Incisura neurenterica von HIS. Die Schwanzlappen werden von BALFOUR Caudal-lobes oder Tail-swellings, von HIS Randbeugen, von KASTSCHENKO Caudallappen genannt.

Wie also später das Medullarrohr durch einen Kanal (den Canalis neurentericus) in das Darmrohr einmündet, so geht jetzt die Medullarfurche sozusagen durch eine neurenterische Rinne in die Darmhöhle über. Indem dann der Verschluß des Medullarrohres oben bis zu der Schwanzspitze fortschreitet und auf die Ventralseite des Schwanzes sich fortsetzt, geht aus der Rinne der Kanal hervor. Der Canalis neurentericus wird also durch die Verlötung der Außenränder der Schwanzlappen zum Abschluß gebracht[1]). Man sieht den Canal an Fig. 72 G u. J. sowie an Fig. 105.

Die Nahtbildung, welche, vom Medullarrohr herkommend und über das Hinterende herablaufend, auf die Ventralseite des Schwanzes übertritt, bringt, nach vorne fortschreitend, den an der Ventralseite

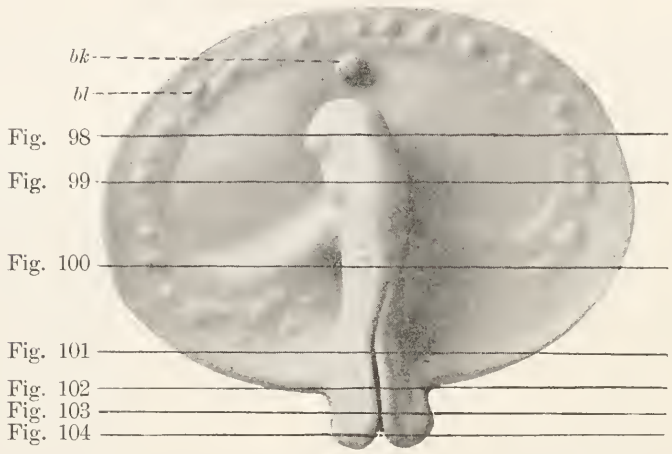


Fig. 97. Blastoderm von Torpedo im Stadium F. Vergrößerung 18mal. *bk* Blastocölknopf (Rest der Furchungshöhle), *bl* Blutinsel am peripheren Mesoderm. Die Schnittlinien der Querschnitte Fig. 98—104 sind eingezeichnet.

des Schwanzes befindlichen Teil des Darmrohres zum Verschluß. Sie setzt sich dann auf die Ränder des Blastoderms fort, indem die an das Schwanzende angrenzenden Teile des Umwachsungsrandes median zur Vereinigung kommen (Fig. 120 u. 121)[2]).

1) Die Bildung des Schwanzendes und die Entstehung des Canalis neurentericus ist schon von Balfour (1878) richtig beobachtet worden; später sind diese Vorgänge von Rückert, Kastschenko, Schwarz, His, E. H. Ziegler und F. Ziegler, H. Virchow u. A. beschrieben worden.

2) Schon Balfour (1878) hat beschrieben, wie sich die Ränder des Blastoderms hinter dem Embryo eine Strecke weit vereinigen, und wie dann in einiger Entfernung hinter dem Embryo der übrige Umwachsungsrand ein kreisförmiges Dotterloch umschließt (Fig. 120). Schwarz (1889) schrieb: „Ich muß noch die für die Vergleichung wichtiger Vorgänge erwähnen, durch welche nach der Bildung des Schwanzendes des Embryo der Dotterblastoporus zum Verschluß kommt. Der Rand des Blastoderms legt sich hinter der Ansatzstelle des Embryo von den Seiten her median zu einer Naht zusammen, und hierdurch, sowie auch durch allseitige Contraction des Blastodermrandes, wird allmählich das Dotterloch verschlossen. Die Vorgänge verlaufen so, daß man sich denken kann, die Nahtbildung, welche vom Medullarrohr ausgeht, laufe um den Canalis neurentericus herum nach der Ventralseite des Schwanzes, schreite hier in der Verschlußnaht der Darmrinne nach vorn weiter

Wenn die Schwanzlappen aus der horizontalen Lage in die verticale übergehen, kommen die Außenränder derselben an die Ventralseite des Schwanzes zu liegen; während dann der Canalis neurentericus gebildet wird und die Außenränder der Caudallappen zur Vereinigung kommen, fließen am Hinterende der Mesodermstreifen die in den Schwanzlappen gelegenen Mesodermmassen in eine einzige Masse zusammen; dieselbe ist unter dem Canalis neurentericus gelegen; man kann sie als Schwanzknopf be-

Fig. 98.

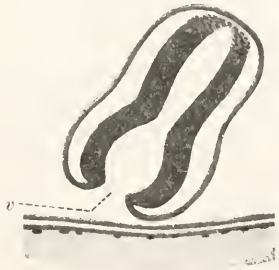


Fig. 101.

Fig. 102.

Fig. 99.

Fig. 103.

Fig. 100.

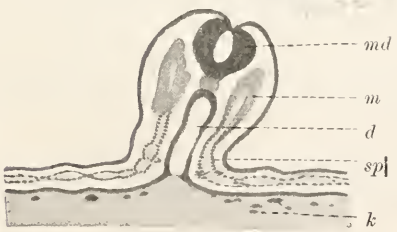


Fig. 104.

Fig. 98—104. Querschnitte des Embryo von Torpedo Fig. 97. Das Ektoderm und das Entoderm sind in dunklem Tone, das Mesoderm heller dargestellt. *md* Medullarrohr, *m* Mesoderm, *d* Darmhöhle, *sp* Seitenplatten, *k* Kerne im Dotter, *us* Ursegment, *ch* Chordaanlage, *v* vorderer Neuroporus.

---

bis zu der Stelle, wo der Embryo sich an die Keimscheibe ansetzt; von hier aus geht dann derselbe Proceß auch auf die Blastodermränder über, welche sich ebenfalls median vereinigen."

zeichnen oder Primitivknopf nennen, um damit anzudeuten, daß sie das Homologon dessen ist, was man bei den höheren Wirbeltieren als Primitivstreif bezeichnet. Da das Hinterende der Mesodermstreifen immer die Verbindung mit dem Entoderm bewahrt hat, sieht man im Schwanzknopf das Mesoderm mit dem Entoderm zusammenfließen; diese Verbindung der beiden Keimblätter besteht nicht nur unter dem Canalis neurentericus (Fig. 109 u. 110), sondern man findet noch auf mehreren weiter vorn gelegenen Schnitten den unteren Rand des Mesoderms im Zusammenhang mit dem Entoderm (Fig. 108); es ist der Zusammenhang erhalten, welchen man in dem früheren Stadium an dem Außenrande der Schwanzlappen gesehen hatte (vergl. Fig. 102—104).

Fig. 105. Embryo von Torpedo im Stadium H. *a* After, *ksp* erste Kiemenspalte, *o* Gegend des Ohrbläschens, *p* Pericardium. Auch ist die Lage der Querschnitte Fig. 106—110 eingezeichnet.

Da die Schwanzlappen aus dem Hinterrand des Blastoderms hervorgehen und aus Teilen des Randwulstes sich herausbilden, und da sie unter medianer Zusammenlegung gänzlich in die Bildung des Embryonalleibes einbezogen werden, so kann man behaupten, daß ein Teil des Embryo durch mediane Verwachsung von Teilen des Randwulstes entstehe. Es ist auch kein Zweifel, daß die Medullarplatte, die Mesodermstreifen und das Entoderm aus dem Material der Schwanzlappen Zuwachs erhalten und dadurch verlängert werden.

Diese Thatsachen geben der von His (1876) aufgestellten und dann von Minot (1889) weiter ausgeführten Concrescenztheorie eine gewisse Berechtigung. Nach dieser Lehre wird der Embryonalleib der Wirbeltiere durch mediane Verwachsung zweier seitlicher Hälften gebildet. Auf Grund seiner Studien an Knochenfischen und Selachiern hat His die Ansicht gewonnen, daß der Leib des Embryo durch mediane Zusammenlagerung der Randwülste entstehe. „Der Verwachsungsmodus des Körpers längs der Achse ist derselbe, wie entlang seiner übrigen Nähte, der Medullar- und der Rückennaht, der Darmnaht, der Herznähte und der Bauchnaht.“ — Wie mir scheint, kann aber diese Theorie bei den Selachiern nur in einem sehr beschränkten Sinne Anwendung finden, indem sie nur für das Schwanzende, nicht aber für den übrigen Leib des Embryo Geltung hat.

Rückert (1887) schreibt über die Vorgänge am Hinterende des Blastoderms von Torpedo folgendes: „Ein Teil des Urmundrandes wird nachträglich in die axiale Anlage aufgenommen. Um diesen Vorgang zu beurteilen muß man von der Thatsache ausgehen, daß entsprechend dem fortschreitenden Wachstum des Blastoderms dessen gesamter Rand sich in centrifugaler Richtung ausbreitet. Die Ausdehnung erfolgt nun insofern ungleichmäßig, als der hintere Rand sich nicht rein nach rückwärts, sondern zugleich medianwärts gegen die axiale Anlage des Embryo zu verschiebt. Dadurch werden dem caudalen Abschnitte des letzteren ununterbrochen neue Bestandteile seitlich vom Rande her einverleibt, was zur Folge hat, daß der Schwanzteil sich immer mehr in die Länge streckt und den angrenzenden Blastodermrand nach rückwärts

überragt. Sonach kann ich die schon im Jahre 1876 von His vertretene Anschauung, nach welcher die axiale Anlage der Haie aus einer Verwachsung der sich einfaltenden Blastodermränder hervorgeht, für einen beschränkten (hinteren) Abschnitt des Embryo bestätigen." — Rückert nennt denjenigen Teil des Hinterrandes des Blastoderms, welcher bei der Bildung des Hinterendes des Embryo verwendet wird, das embryonale Properistom, den übrigen Rand des Blastoderms das außerembryonale oder Dotterperistom.

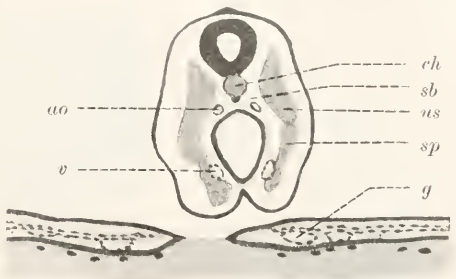


Fig. 106. Querschnitt durch den Embryo Fig. 105 an der in jener Figur eingezeichneten Stelle. *ch* Chorda, *sb* Subchorda, *us* Ursegment, *sp* Seitenplatten, *g* Randgefäß des Blastoderms (Dottervene), *ao* Aorta, *v* Vene.

Es muß hier auch erwähnt werden, daß Kastschenko (1888) operative Eingriffe am lebenden Embryo unternahm und folgende interessante Resultate erhielt. „Werden die Randwülste bei dem Erscheinen der ersten Begrenzung des Embryo (Stadium A—B Balfour's) neben demselben durchgeschnitten, so entwickelt sich trotzdem ein normaler Embryo, welcher das folgende Stadium durchlaufen kann. Wird in dem oben genannten Stadium der hintere Rand des Blastoderms zerstört, so entwickelt sich normal die vordere Hälfte des Embryo, aber die hintere Hälfte desselben fehlt. Wird in demselben Stadium der ganze Embryoleib mit Ausnahme des vorderen unpaarigen Höckers

Fig. 107. Fig. 108. Fig. 109. Fig. 110.

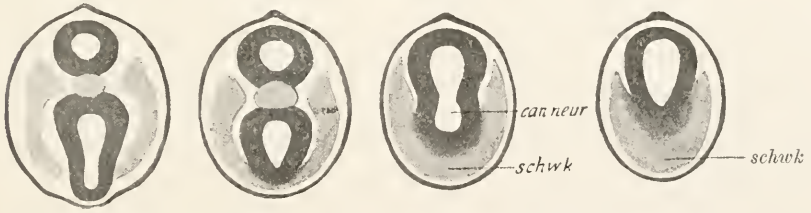


Fig. 107—110. Querschnitte durch das Schwanzende des Embryo Fig. 105. Das Mesoderm und die Chorda sind durch hellgrauen Ton bezeichnet. *can neur* Canalis neurentericus, *schwk* Schwanzknopf.

der Länge nach in 2 Seitenhälften geteilt, so entwickelt sich jede Hälfte des Embryo einige Zeit lang unabhängig (meistens bis zum Auftreten der ersten 3 Urwirbel); die Knickungen der Caudallappen bleiben trotzdem gut bemerkbar und erlauben die Topographie des Embryo zu bestimmen; in einigen Fällen tritt die Wiederverwachsung der beiden Hälften bis zu den Caudallappen auf."

Es sind ferner neuere Versuche von Kopsch veröffentlicht worden, aus welchen hervorgeht, daß eine Verletzung des Randwulstes, welche außerhalb der Schwanzlappen erfolgt, die symmetrische Ausbildung des Schwanzendes nicht hemmt. Es wird also offenbar derjenige Teil des Randwulstes, welcher außerhalb der Schwanzlappen liegt, nicht in die

Embryonalanlage hineingezogen. Man sieht z. B. in Fig. 111 *A* einen Embryo von Scyllium canicula, welcher ungefähr im Stadium A (wie Fig. 86) sich befand und welcher an der in der Figur bezeichneten Stelle operirt wurde; nach 2 Tagen war der Embryo so weit entwickelt, wie Fig. 111 *B* zeigt: er ist an den Schwanzlappen symmetrisch ausgebildet, und es

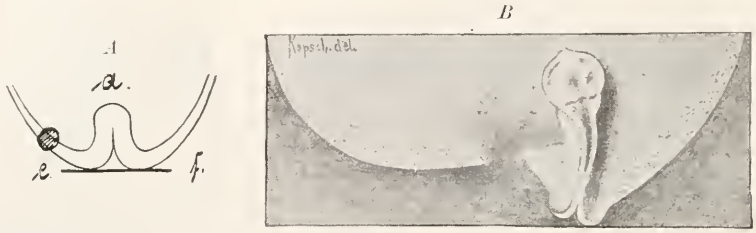


Fig. 111 *A* u. *B*. Embryo von Scyllium canicula; von KOPSCH operirt. Vergrößerung 10mal.

hatte auch keine Annäherung der Operationsstelle an den Embryo stattgefunden. Nur wenn man eine Operation ganz nahe an der Randkerbe vornimmt, z. B. den Bereich des einen Schwanzlappens zerstört, so bleibt der Embryo auf der betreffenden Seite defect.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß von einer Concrescenz bei den Selachiern nur in dem Sinne gesprochen werden kann, als die mediane Verwachsung der Schwanzlappen erfolgt, von welcher schon oben gesprochen wurde.

Die Differenciation im Mesoderm und die mesodermalen Organe.

Es kommen hauptsächlich die Schriften von BALFOUR (1878), H. E. ZIEGLER (1888), RÜCKERT (1888), VAN WIJHE (1889), RABL (1889, 1892 und 1896) in Betracht.

Wie schon früher gesagt wurde, wird bei den Selachiern das axiale und das periphere Mesoderm unterschieden. Das axiale Mesoderm liegt im Körper des Embryo und bildet die beiden Mesodermstreifen, aus welchen die Ursegmente und die Seitenplatten entstehen, das periphere Mesoderm befindet sich am Rande des Blastoderms und wird größtenteils zu Blutanlagen verwandt.

Die Mesodermstreifen haben in ihrem medianwärts gelegenen Teil ihre größte Dicke, und dieser Teil wird in die Ursegmente zerlegt. Die Bildung der Ursegmente beginnt in der vorderen Rumpfgegend und schreitet immer weiter nach hinten fort. Auch nach vorn hin schreitet die Ursegmentbildung weiter und erzeugt im Kopf des Embryo eine Anzahl von Segmenten, welche aber immer einen rudimentären Charakter haben und nur teilweise die charakteristische Differenzirung erfahren wie die übrigen Segmente [1]).

In den Mesodermstreifen nehmen die Zellen eine epitheliale An-

1) Die Zahl der Mesodermsegmente des Kopfes ist in den verschiedenen Stadien wechselnd, da einige derselben bald wieder verschwinden, d. h. sich in Mesenchym auflösen. VAN WIJHE (1883) fand bei Scyllium und Pristiurus 9 Kopfsegmente, DOHRN (1890) bei Torpedo marmorata über 12—15, KILLIAN (1891) bei Torpedo ocellata 17—18. SEWERTZOFF (1899) beschrieb bei Torpedo 13 Kopfsegmente, von welchen 5 vor dem Ohrbläschen liegen. Ich kann hier nicht auf die schwierigen und vielumstrittenen Fragen der Segmentirung des Kopfes der Selachier eingehen. Ich muß auf die Publicationen der genannten Autoren verweisen.

ordnung an und bilden 2 einschichtige Blätter; man kann also sowohl an den Ursegmenten wie an den Seitenplatten ein äußeres Blatt und ein inneres Blatt unterscheiden. Zwischen diesen beiden Blättern tritt im Bereich der Seitenplatten die Leibeshöhle (das Cölom, Splanchnocöl) auf, indem kleine Hohlräume erscheinen (Fig. 93 u. 100), welche jederseits zu einer einheitlichen Höhle zusammenfließen. Ungefähr gleichzeitig erscheint auch eine kleine Höhle in jedem Ursegment. Man muß sich theoretisch vorstellen, daß die Leibeshöhle auch in die Ursegmente sich fortsetzt, daß also die Ursegmenthöhlen Divertikel der Leibeshöhle sind[1]).

Jedes Ursegment zerfällt in mehrere Teile. Der obere und hauptsächlichste Teil desselben wird Myotom genannt, die Höhle in demselben Myocöl. Dieser Teil des Ursegmentes ist hauptsächlich zur Bildung von Musculatur bestimmt. Der untere engere Teil des Ursegmentes, welcher von dem Myotom zur Leibeshöhle führt, wurde von Rückert Skleronephrotom genannt[2]). Aus diesem Teile geht erstens das Sklerotom hervor, eine Masse von Mesenchym, welche aus dem inneren Blatte desselben medianwärts und aufwärts hervorwuchert (s. p. 136); zweitens bildet dieser Teil ein Kanälchen (Nephrotom), welches im Bereich der Urniere zu einem Urnierenkanälchen wird. Während das Sklerotom entsteht, wird die Verbindung zwischen dem Myotom und dem Nephrotom unterbrochen (Fig. 112 bei *).

Die Segmentirung greift in weniger deutlicher Weise noch auf den obersten Teil der Seitenplatten über. Da die Geschlechtszellen an dem oberen Teil der Seitenplatten erscheinen, hat Rückert für die segmentalen Abschnitte des oberen Teiles der Seitenplatten den Namen Gonotome eingeführt (vergl. p. 135).

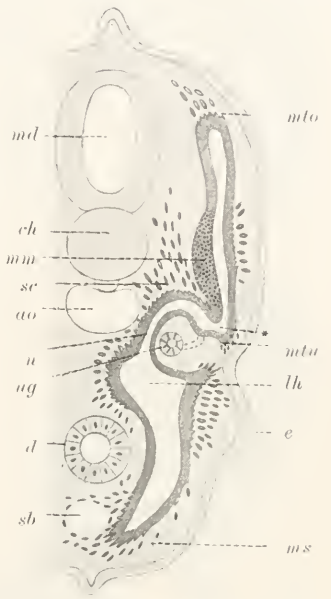


Fig. 112. Schematisirter Querschnitt durch einen Selachierembryo. *md* Medullarrohr, *ch* Chorda, *ao* Aorta, *d* Darm, *sb* Subintestinalvene, *mto* oberes Ende des Myotoms, *mtu* unteres Ende desselben, *mm* Muskelmasse des Myotoms, *lh* Leibeshöhle, *e* Extremität, *sc* Sklerotom, *ms* Mesenchymzellen, *n* Nephrotom. Bei * erfolgt die Trennung des Myotoms vom Nephrotom.

Ferner entsteht die Vorniere als eine segmentale Anlage am oberen Rande der Seitenplatten. Es werden am äußeren Blatte der

1) Balfour, welcher bei seiner Darstellung vorzugsweise Pristiurus und Scyllium im Auge hatte, giebt an, daß die Höhlen der Ursegmente durch eine offene Verbindung mit dem Cölom communiciren. Bei Torpedo besteht keine offene Verbindung, aber die beiden Epithellamellen des Ursegmentes setzen sich auf den Schnitten, welche durch die Mitte des Ursegmentes gehen, so continuirlich in die beiden Seitenplatten fort und sind von einander so scharf getrennt, daß man sagen muß, es sei an der Stelle der offenen Verbindung wenigstens eine geschlossene Spalte vorhanden (Rückert 1887, Ziegler 1888).

2) Rabl nennt diesen Teil Urwirbelcommunication. van Wijhe gebraucht für denselben den Namen Mesomer, für das Myotom Epimer, für das später zu besprechende Gonotom Hypomer.

Seitenplatten (an der Somatopleura) in der Gegend der vorderen Ursegmente einige kleine Ausstülpungen gebildet (Fig. 113), welche sich in kleine Kanälchen verwandeln, die mit ihren äußeren Teilen zusammenfließen. Durch dieses Zusammenfließen entsteht der Vornierengang, welcher durch so viele Oeffnungen (Vornierentrichter) mit der Leibeshöhle zusammenhängt, als Ausstülpungen gebildet wurden [1]). — Der Vornierengang verlängert sich nach hinten und schließt sich eng an das Ektoderm an; mehrere Autoren geben an, daß seine Verlängerung vom Ektoderm aus geschehe (Rückert, van Wijhe, Laguesse, Gregory u. A.). Rabl sagt aber, daß der Kanal nur scheinbar vom Ektoderm sich abschnüre, in Wirklichkeit im Anschluß an das Ektoderm durch eigene Zellteilungen nach hinten wachse. — Wenn das Hinterende des Ganges die Cloake erreicht hat, verbindet es sich mit derselben. — Alle die erwähnten Teile der Vorniere sind anfangs solid, und erst nachträglich entwickelt sich das Lumen in den Vornierentrichtern und dem Vornierengang.

Fig. 113. Querschnitt durch einem Embryo von Pristiurus. (Nach Rabl.) — *spg* Spinalganglienanlage, *mp* Muskelplatte des Myotoms, *ch* Chorda, *sc* Sklerotom, *sb* Subchordalstrang, *ao* Aorta, *vn* Vorniere, *x* spaltartige Fortsetzung der Leibeshöhle in das Myotom, *sp* Splanchnopleura, *d* Darmepithel.

Es treten an der Vorniere kleine Gefäße aus der Aorta aus und gehen zwischen den Vornierentrichtern hindurch; einige dieser Gefäße sind auf der rechten Seite besonders groß entwickelt und vereinigen sich zu der Dotterarterie.

Die Zahl der Oeffnungen der Vorniere vermindert sich durch Zusammenfließen der einzelnen Oeffnungen, so daß nur eine einzige Vornierenöffnung bleibt. Diese wird schließlich beim Weibchen zum Eingang des Eileiters (Ostium tubae), nachdem sich der Vornierengang in 2 Kanäle gespalten hat, in den Müller'schen Gang oder Eileiter und in den Wolff'schen Gang oder Urnierengang oder Harnsamenleiter.

Rabl faßt die Vorniere der Selachier als ein rudimentäres Organ auf, da keine Glomeruli gebildet werden [2]); er ist der Ansicht, daß die

1) Die Bildung der Exeretionsorgane der Selachier ist besonders von Rückert (1888), von van Wijhe (1889) und von Rabl (1896) untersucht worden. van Wijhe und Rückert fanden, daß die Vorniere zuerst in Gestalt von segmentalen Verdickungen der Somatopleura auftritt. Nach Rabl entwickelt sich die Vorniere bei Pristiurus in 4 Segmenten, nämlich vom 7. bis 10. Segment (die Kopfsegmente sind bei der Zählung nicht mitgerechnet). Rückert fand bei Torpedo ocellata, daß die Vorniere im Höhestadium ihrer Ausbildung sich über 7 Segmente erstreckt.

2) Rudimente von Glomeruli sind als kleine Ausstülpungen der Gefäße der Vorniere von van Wijhe u. A. bemerkt worden.

Nierenfunction der Vorniere bei den Selachiern nicht in Betracht komme, da die Urniere sich früh ausbildet und die Embryonen erst spät aus der Eischale oder dem Uterus herauskommen, wenn die Urniere schon wohl entwickelt ist.

Die Bildung der Urniere geht von den Nephrotomen (Ursegmentcommunicationen) aus, wie schon oben gesagt wurde [1]). Nachdem das Sklerotom gebildet ist, stellt jedes Nephrotom ein Kanälchen dar, welches ursprünglich von der Leibeshöhle nach dem Myotom führte (Fig. 112), aber nun von dem Myotom abgetrennt ist und sich mit dem Vornierengang verbindet. An dem so gebildeten Urnierenkanälchen kann man einen aufsteigenden Teil unterscheiden, welcher mit offenem Trichter in der Leibeshöhle beginnt, und einen absteigenden Teil, welcher nach hinten und unten geht und in den Vornierengang (Urnierengang) einmündet. Am Uebergang zwischen den beiden Teilen erhält das Kanälchen eine blasige Erweiterung, aus welcher ein Malpighi'scher Körper hervorgeht, da sich ein Glomerulus in dieselbe einsenkt (Rabl). Der absteigende Teil bildet dann bei seinem weitern Wachstum einige Schlingen, welche knäuelartig beisammenliegen.

Wenn der Embryo ein Weibchen wird, so geht der erste Abschnitt der Urniere (etwa 7—9 Urnierenkanälchen) zu Grunde. Der Vornierengang spaltet sich von vorn nach hinten in den Nierengang, welcher die Urnierenkanälchen aufnimmt, und in den Eileiter (Müller'schen Gang), welcher nur vorn durch das Ostium tubae, welches aus der Vorniere entstanden ist, mit der Leibeshöhle in Verbindung steht. — Wenn der Embryo aber ein Männchen wird, bildet der erste Abschnitt der Urniere den Nebenhoden, indem die Urnierenkanälchen hier keinen Glomerulus entwickeln, sondern mit der Anlage des Hodens sich verbinden und zu Ausführungsgängen desselben werden. Der Müller'sche Gang wird beim Männchen auch angelegt, bleibt aber rudimentär [2]).

Die Urkeimzellen (Genitalzellen) werden am oberen Teil der Leibeshöhle in den Seitenplatten sichtbar (in den Gonotoden vergl. p. 133). Sie sind zuerst nicht allein in der Splanchnopleura, sondern auch in der Somatopleura und in den ventralen Teilen der Ursegmentcommunicationen zu bemerken (Rabl, 1896). Sie erhalten sich aber nur in der Splanchnopleura (Fig. 114). Sie gelangen dann auf die beiden Keimdrüsenfalten, welche an der Wurzel des dor-

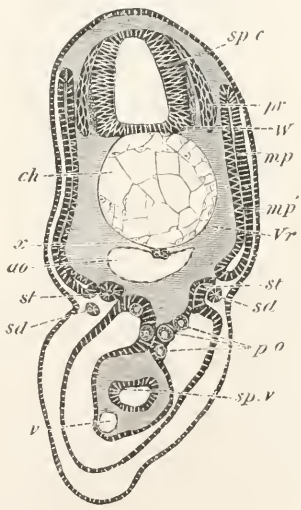


Fig. 114. Querschnitt durch den Rumpf eines Embryo von Scyllium. *spc* Spinalganglienanlage, *mp* Myotom, *rr* Sklerotom, *st* Urnierenkanälchen, *sd* Vornierengang, *po* Genitalzellen, *spv* Darm, *v* Subintestinalvene, *ch* Chorda, *x* Subchordalstrang, *ao* Aorta. (Nach Balfour.)

1) Nach Rabl beginnt die Bildung der Urnierenkanälchen bei Pristiurus schon im Bereich der Vorniere, nämlich im 9. Segment; bei den weiter vorn gelegenen Segmenten löst sich das Skleronephrotom ganz in Mesenchym auf.

2) Die Entwickelung der Urniere und das Verhalten der Gänge ist am genauesten von Rabl, Morphol. Jahrb., Bd. 24 (1896), beschrieben worden.

salen Mesenteriums, entstehen und sich später an der dorsalen Wand der Leibeshöhle befinden. Aus diesen Keimdrüsenfalten gehen die Gonaden (Eierstöcke oder Hoden) hervor.

Das Mesenchym wächst an vielen Stellen aus den Ursegmenten und aus den Seitenplatten hervor[1]). Die wichtigste Bildungsstelle von Mesenchym ist der Uebergang von den Seitenplatten zum Myotom, also das Skleronephrotom (die Ursegmentcommunication); hier wuchert nach oben eine Masse von Mesenchym hervor, nämlich das Sklerotom (Fig. 112). Es kann sich an dieser Stelle eine kleine Ausstülpung der Splanchnopleura bilden, wie sie von Rabl bei Pristiurus beobachtet ist (Fig. 115); diese Ausstülpung wird von Rabl der Sklerotomhöhle des Amphioxus (vergl. p. 68 u. 72) homolog gesetzt; es ist aber auch die Auffassung denkbar, daß die kleine Ausstülpung nur die Begleiterscheinung der an dieser Stelle stattfindenden starken Herauswucherung des Mesenchyms ist (vergl. Fig. 19 b). Die Mesenchymmasse des Sklerotoms dringt zwischen dem Myotom und der Chorda aufwärts vor und wächst an den Seiten des Medullarrohres herauf bis an den oberen Flossensaum. Ferner dringt sie unter die Chorda vor und verschmilzt hier mit dem Sklerotom der anderen Seite. Obgleich die Sklerotome segmental entstehen, fließt doch das

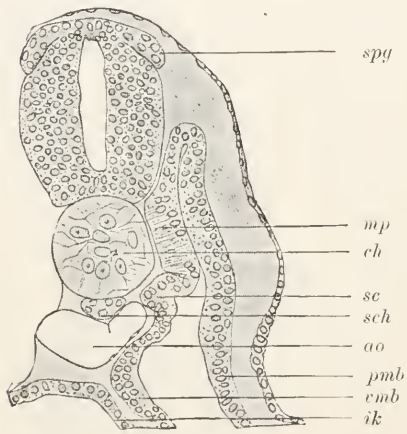


Fig. 115. Querschnitt durch einen Embryo von Pristiurus. (Nach Rabl.) Die Ursegmente haben sich vom übrigen Teil des Mesoderms noch nicht ganz abgeschnürt. An der Uebergangsstelle sieht man eine Ausbuchtung (*sc*), die Anlage des Sklerotoms, *ch* Chorda, *spg* Nervenleiste, aus der sich die Spinalknoten entwickeln, *mp* Muskelplatte des Ursegments, *sch* subchordaler Strang, *ao* Aorta, *ik* Entoderm, *pmb* parietales, *vmb* viscerales Blatt des Mesoderms.

Mesenchym derselben in eine einheitliche, unsegmentirte Masse zusammen; in dieser bildet sich später die Wirbelsäule.

Werfen wir beiläufig einen Blick auf die Bildung der Wirbelsäule, so kommen hauptsächlich folgende Vorgänge in Betracht. Zuerst bildet sich über der Chorda eine homogene Ausscheidung, die Chordascheide. Dieselbe verdickt sich mehr und mehr, und es lassen sich an ihr zwei Grenzschichten unterscheiden, von welchen die innere, welche der Chorda direct aufliegt, Elastica interna genannt wird, die äußere Elastica externa. Dann bildet sich über der Chorda jederseits

1) Die Entstehung mesenchymatischer Anlagen von den Mesodermstreifen ist schon von Balfour (1878) richtig angegeben worden. Trotzdem kamen nachher Theorien zur Geltung, nach welchen das Mesenchym außerhalb des Embryonalkörpers entstehe und von Zellen im Dotter oder von einem außen gelegenen Nebenkeim, Bindegewebskeim, Gefäßkeim oder Randkeim seinen Ursprung nehme (Parablasttheorien). Im Gegensatz zu diesen Theorien haben Rabl (1888) und ich (1888) unabhängig von einander die Entstehung des Mesenchyms aus den Mesodermstreifen dargelegt, und sind dann die Parablasttheorien aufgegeben worden.

oben und unten eine Verdichtung des Mesenchyms, welche leistenförmig an der Chordascheide entlang zieht, und aus welcher die segmental angeordneten vorknorpeligen Anlagen der oberen und der unteren Bögen hervorgehen [1]). Gleichzeitig wandern Mesenchymzellen in die Chordascheide ein, indem sie an den Ansatzstellen der oberen und unteren Bögen die Elastica externa durchbrechen und sich in der ganzen Chordascheide zwischen Elastica externa und Elastica interna ausbreiten [2]); es ist also jetzt eine zellige Chordascheide vorhanden (Tunica sceletogena chordae). In dieser treten später segmental liegende Knorpelringe auf, welche die Wirbelkörper bilden; indem sie dicker werden und die Chorda zusammenschnüren, können sie amphicöle Wirbelkörper bilden [3]).

Eine Menge von Mesenchym entsteht von dem inneren Blatte der Seitenplatten aus (Fig. 112); dieses Mesenchym umhüllt den Darm und bildet das Bindegewebe, die Gefäße und die Musculatur desselben. Von dem inneren Blatte der Seitenplatten stammen auch die Endothelzellen des Herzens ab (vergl. p. 141). — Ferner wird vom äußeren Blatt der Seitenplatten Mesenchym gebildet; insbesondere liefert dasselbe die Mesenchymmassen, welche die erste Anlage der Extremitäten darstellen (Fig. 112).

Ferner entsteht Mesenchym von dem äußeren Blatt des Myotoms aus [4]); es ist dies ebenfalls in Fig. 112 angegeben. — In dieser Figur ist auch eine Mesenchymbildung am oberen und am unteren Ende des Myotoms eingezeichnet. Dadurch wird angedeutet, daß sich auch Mesenchym aus dem oberen Ende des Myotoms entwickelt, und daß ferner die Bildung der Fortsätze, welche oben und unten an dem Myotom stattfindet, ebenfalls der Mesenchymentwickelung gleichwertig ist. Es wächst nämlich das obere und das untere Ende jedes Myotoms in einen knospenartigen Fortsatz aus, welcher meist sich wieder in zwei Fortsätze spaltet [5]). Die oberen Fortsätze sind bei der Bildung der Rückenflosse, die unteren Fortsätze bei der Bildung der paarigen Flossen beteiligt (Fig. 117). Ich halte die Entstehung dieser Fortsätze, welche sich von dem Myotom ablösen, für einen ähnlichen Vorgang wie das Hervorwuchern von Mesenchym. Ein Teil der Myotomfortsätze löst sich in Mesenchym auf (Abortivknospen); nur diejenigen Myotom-

1) Die dorsale und die ventrale Längsleiste wurden von Rabl (1892) beschrieben. Aus den dorsalen Längsleisten bilden sich die oberen Bögen, die Intercalarstücke und die verbindenden Bandmassen, aus den ventralen Längsleisten entstehen die ventralen Bögen der Schwanzregion und die ventralen Bogenstümpfe des Rumpfes.

2) Dieser merkwürdige Vorgang ist von vielen Autoren gesehen worden (Schneider, Hasse, Klaatsch, Claus u. A.).

3) Der so entstehende Wirbelkörper wird primärer Wirbelkörper genannt, zur Unterscheidung von dem secundären Wirbelkörper, welcher sich durch Zusammenfließen der Basalteile der Bögen bildet.

4) Da dieses Mesenchym bei der Bildung der Cutis beteiligt ist, hat man für das äußere Blatt des Myotoms den Namen Cutisblatt gebraucht; jedoch bildet dieses Blatt nicht nur Mesenchym, sondern ist auch bei der Bildung der Musculatur beteiligt.

5) Die Bildung der knospenartigen Fortsätze der Myotome wurde schon von Balfour (1878) beobachtet, dann von Dohrn (1884) und Paul Mayer (1886) genauer beschrieben. Später wurden diese Vorgänge von vielen Autoren erwähnt und besonders ausführlich neuerdings wieder von Braus (1899) besprochen. — Ich habe über die Abwerfung der Knospen folgende Auffassung geäußert (1888): Die Segmentation der Musculatur ist phylogenetisch älter als die Bildung der Flossen; als die Flossen entstanden, erhielten sie Zellen von dem segmentirten Teil der Mesodermstreifen, und die Abgabe dieser Zellen geschah folglich auch in segmentalen Partien; diese erscheinen dann als Fortsätze der Segmente.

fortsätze, welche in die unpaaren und paarigen Flossen eintreten, werden direct zur Bildung von Muskeln verwendet (Muskelknospen).

Die unpaaren Flossen entstehen aus einem continuirlichen Flossensaume. Auf der Dorsalseite geht der Flossensaum in der Medianebene über den ganzen Rumpf und Schwanz, auf der Ventralseite verläuft er vom After bis zum Schwanzende. Bei der Entstehung des Flossensaumes bildet sich zuerst eine Hautfalte; dann wächst Mesenchym in die Falte ein, und darauf treten Fortsätze der Myotome heran, die Muskelknospen, welche die Musculatur an den Flossenstrahlen bilden. — Aus dem dorsalen Flossensaume gehen die Rückenflossen und der obere Teil der Schwanzflosse hervor, wobei die zwischenliegenden Teile des Saumes verschwinden; in ähnlicher Weise entstehen aus dem ventralen Saume die Afterflosse und der untere Teil der Schwanzflosse.

Die Extremitäten werden zuerst dadurch bemerkbar, daß sich an den betreffenden Stellen eine Ansammlung von Mesenchym bildet, welche die Haut wulstförmig emporhebt (Fig. 112); wie schon früher gesagt wurde, entsteht dieses Mesenchym von der Somatopleura aus [1]). Auf der hügelartigen Erhöhung bildet dann das Ektoderm eine Längsfalte, welche die Form einer niedrigen Leiste hat (Fig. 116). Wie Balfour (1878) beobachtete, ist die Leiste der vorderen Extremität bei manchen Selachierembryonen (insbesondere bei Torpedo) mit der Leiste der hinteren Extremität durch eine Linie cylinderförmiger Epiblastzellen verbunden; Rabl (1892) bestätigte diesen Befund und beschrieb den continuirlichen Zusammenhang der Ektodermleisten der

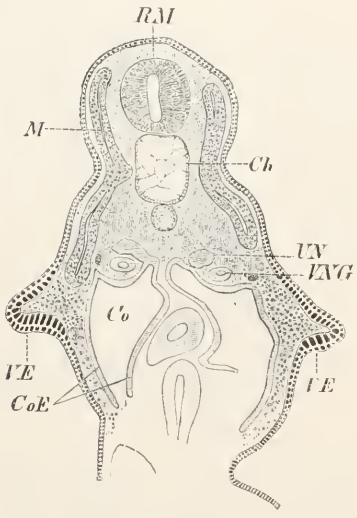


Fig. 116. Querschnitt durch die Brustflossenanlage eines 9 mm langen Embryo von Pristiurus. (Nach Wiedersheim.) *RM* Medullarrohr, *Ch* Chorda, *Un* Urnierenkanälchen, *UVG* Vornierengang, *Co* Leibeshöhle, *CoE* Peritonealepithel, *M* Myotom, *Ve* Extremitätenleiste. Links sieht man den Fortsatz des Myotoms in die Extremitätenanlage eintreten.

vorderen und hinteren Extremität [2]). Demnach ist die erste Anlage der Extremitäten eine ähnliche wie bei den unpaaren Flossensäumen, und kann man daraus schließen, daß die Extremitäten jederseits aus einem continuirlichen Flossensaum entstanden, welcher in einer Linie von der Kiemenregion nach dem After hin verlief.

1) Das Mesenchym der Extremitätenanlage hängt zwischen den Nephrotomen mit dem Mesenchym der Sklerotome zusammen (Ziegler 1888, Braus 1899).

2) Bei Torpedo-Embryonen von 12 mm Länge war noch keine Verbindung der Extremitätenanlagen zu bemerken. Bei Embryonen von 15 mm Länge, bei denen sich die Brustflossen schon als anschnliche Platten vom Rumpfe abheben und an ihrem Rande eine breite Ektodermfalte tragen, ist auch die hintere Extremität schon durch den Besitz einer solchen Falte ausgezeichnet; zwischen den beiden Flossen ist eine Ektodermverdickung nachweisbar, die eine Verbindung der beiden Falten herstellt. Bei Embryonen von 18 mm Länge ist eine continuirliche Ektodermfalte vorhanden, die hinter der Kiemenregion beginnt und bis hinter den After nach rückwärts zieht.

Nachdem die wulstförmig vortretenden Extremitätenanlagen gebildet sind, wachsen in dieselben die bereits erwähnten Fortsätze der Myotome, die sog. Muskelknospen, hinein. Der Fortsatz jedes Myotoms teilt sich in zwei Fortsätze, welche neben einander liegen: man kann noch lange Zeit die paarweise zusammengehörigen Fortsätze daran erkennen, daß sie gemeinsam von dem Spinalnerven des betreffenden Segmentes innervirt werden (Fig. 117 III). Jeder der geteilten Fortsätze (Primärknospen) spaltet sich dann in einen oberen und in einen unteren Teil (dorsale und ventrale Secundärknospen); aus den oberen Teilen entstehen die oberen Musculi radiales, aus den unteren die unteren Musculi radiales.

Die Skeletanlage erscheint als eine vorknorpelige Platte zwischen den oberen und unteren Muskelknospen (Secundärknospen). Sie ist

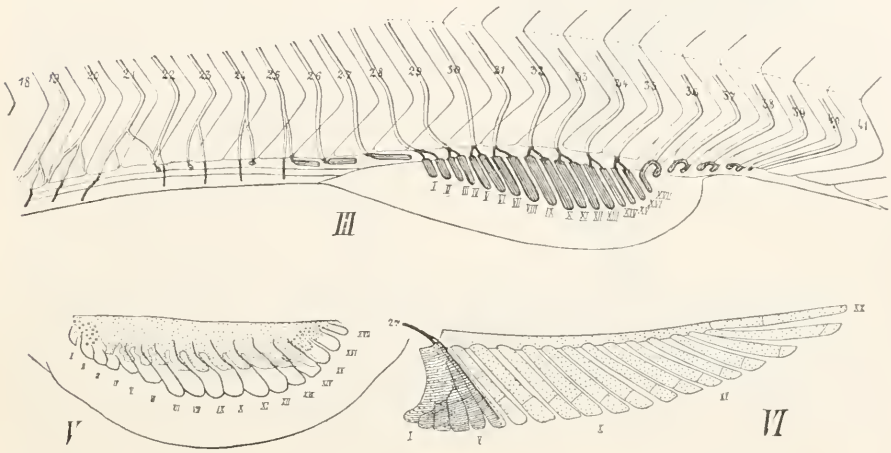


Fig. 117. 3 Stadien der Entwickelung der Bauchflosse bei Spinax niger (die Bauchflosse der linken Seite von oben gesehen). Die Bilder sind einer von Braus (1898) dargestellten größeren Reihe von Stadien entnommen. Fig. III zeigt die Muskelknospen bei einem Embryo von ca. 28 mm Länge. Fig. V zeigt in punktirter Fläche die Anlage des Knorpelskelets bei einem Embryo von 32 mm Länge; darüber die Conturen der Muskelknospen (*I—XVII*). — Fig. VI stellt das Skelet der Bauchflosse des ausgewachsenen Tieres dar. — In Fig. III sind die Spinalnerven der Segmente 18—41 eingezeichnet. An der Basis der Flosse findet zwischen den Nerven eine Plexusbildung statt, und werden noch weiter vorn gelegene Nerven in den Plexus einbezogen, so daß z. B. der Nerv des Segmentes 27 sich an den ersten Radien verzweigt, welche in Fig VI dunkel schattirt sind.

in ihrem proximalen Teil einheitlich, spaltet sich aber distalwärts in Radien, wobei jedem Paar der Musculi radiales ein Knorpelstrahl entspricht, wie Fig. 117 *V* zeigt [1]).

In Bezug auf alle diese Vorgänge verhält sich die vordere Extremität ebenso wie die hintere. Die hintere Extremität läßt auch in ihrem definitiven Skelet noch leicht die beschriebene Bildungsweise erkennen; sie behält ihre horizontale Stellung bei, und der einheitliche Längsstreifen der Skeletanlage bleibt als Basipterygium bestehen (Fig. 117 *VI*); ein vorderer Teil der einheitlichen Platte gliedert sich ab

1) Ich habe in der obigen Beschreibung der Entstehung der Extremität nur das Wesentliche hervorgehoben. Im Einzelnen zeigen sich mancherlei Complicationen und Unregelmäßigkeiten, insbesondere durch Verschiebungen der Extremitäten und

und bildet den Beckengürtel. Die Strahlen der Bauchflossen gehen wie beim Embryo von dem Basipterygium distalwärts aus. — An der Brustflosse finden stärkere Umbildungen statt. Aus der ursprünglich einheitlichen Knorpelplatte entstehen mehrere Teile; der vorderste Teil bildet den Schultergürtel, ein folgender Teil das Mesopterygium, der übrige Teil das Metapterygium (Mesopterygium und Metapterygium entsprechen dem Basipterygium der hinteren Extremität). Die Strahlen gehen von dem Mesopterygium und dem Metapterygium aus, wobei auf das Mesopterygium meist nur wenige, auf das Metapterygium viele Strahlen kommen (Fig. 118). Ein kleiner Teil des Mesopterygiums gliedert sich ab und bildet das Propterygium.

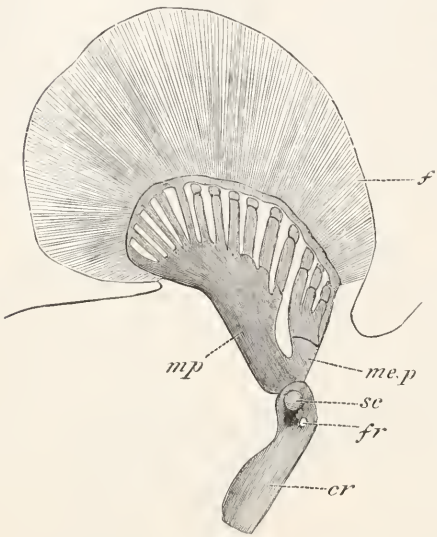


Fig. 118. Brustflosse eines Embryo von Scyllium stellare. (Nach Balfour.) *mp* Metapterygium, *me.p* Anlage des Mesopterygiums und des Propterygiums, *sc* Schnittfläche des Scapularfortsatzes, *cr* Coracoidfortsatz, *fr* Loch, *f* Hornfäden.

Wie schon Balfour betont hat, spricht die Bildungsweise der Extremitäten keineswegs für die Hypothese von Gegenbaur, nach welcher die Extremitäten von Kiemenbögen abgeleitet werden, und für die Flossenstrahlen ursprünglich eine zweireihige Anordnung angenommen wird (Archipterygium-Theorie). Alle embryologischen Thatsachen deuten vielmehr auf die von Balfour u. A. vertretene Theorie hin, nach welcher die Extremitäten jederseits aus einem seitlichen Flossensaum, also aus einer continuirlichen Flossenfalte sich herausgebildet haben, indem der zwischen den beiden Extremitäten befindliche Teil des Saumes rückgebildet wurde (Seitenfalten-Theorie, Flossenfalten-Theorie, von Haeckel Ptychopterygium-Theorie genannt). Ganz besonders kann zu Gunsten dieser Theorie angeführt werden, daß Balfour die oben erwähnte continuirlich von der vorderen zur hinteren Extremität ziehende Hautfalte beobachtete; ferner daß an allen Myotomen, welche zwischen der vorderen und der hinteren Extremität liegen, ebenfalls Muskelknospen gebildet werden, welche teils zu Grunde gehen (d. h. in Mesenchym aufgelöst werden), teils in schiefer Richtung nach den Extremitäten sich hinziehen.

Indem ich mich der Falten-Theorie anschließe [1]), stelle ich mir die phylogenetische Entstehung der Extremitäten in folgender Weise vor. Zu der Zeit, als die Extremitätenfalte entstand, war die segmentale

durch die Zusammenziehungen, welche am vorderen und am hinteren Ende der Extremität stattfinden. Ich verweise auf die Arbeiten von Rabl (1892), Mollier (1893) und Braus (1899).

1) Als Vertreter der Seitenfalten-Theorie sind hauptsächlich folgende Forscher zu nennen: Thacher, Mivart, Balfour, Dohrn, Rabl, Wiedersheim. Die beiden erstgenannten Autoren, welche die Seitenfalten-Theorie aufgestellt haben, begründeten dieselbe noch nicht auf embryologische, sondern auf vergleichend-anatomische Thatsachen.

Körpermusculatur, also die Segmentirung des Mesoderms schon vorhanden; es wuchsen nun von den Ursegmenten Fortsätze in die Falte hinein; es erhielt folglich die Falte ebenfalls eine segmentale Musculatur. Durch die successive Contraction der segmentalen Muskeln wurde eine undulirende Bewegung der Falte hervorgebracht. Die Lage der Knorpelstrahlen mußte der Lage der Muskeln entsprechen, und die Knorpelstrahlen liefen folglich in paralleler Anordnung vom Körper nach dem Rande der Flosse hin [1]). Die continuirliche Seitenflosse wurde dann in zwei Teile zerlegt (in ähnlicher Weise, wie aus den unpaaren Flossensäumen die einzelnen unpaaren Flossen hervorgehen). Es konnte dies unter der Wirkung der natürlichen Züchtung geschehen, da die vordere Extremität eine freiere und kräftigere Wirkung bekam, als sie aus dem Flossensaum heraus zu einem selbständigen Ruder sich entwickelte.

Das Herz wird an den Seiten des Vorderdarmes angelegt, kurz bevor der Vorderdarm von dem Dotterentoderm sich abschnürt; jederseits entsteht ein Gefäßschlauch, indem Mesenchymzellen, welche sich von der Splanchnopleura abgelöst haben, zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm das Endothel eines Gefäßes bilden [2]). Wenn dann die Abschnürung des Vorderdarmes fortschreitet, vereinigen sich die

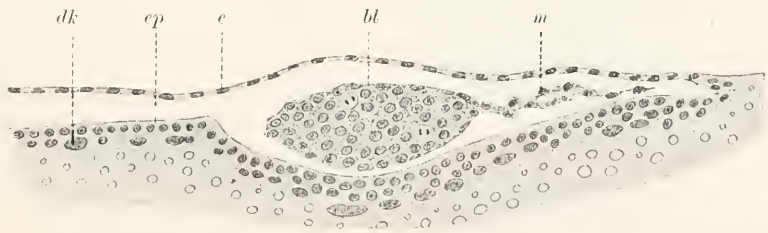


Fig. 119. Schnitt durch den Rand des Blastoderms eines Torpedoembryo vom Stadium D (vergl. Fig. 93). Man sieht oben das Ektoderm *e*, unten das Dotterepithel *ep*, dazwischen das periphere Mesoderm *m* mit einer Blutinsel *bl*. Unter dem Dotterepithel liegen große Dotterkerne *dk*. (Nach His 1900.)

beiden Gefäßanlagen und bilden das Endothel des Herzschlauches, während die Splanchnopleura denselben umschließt und seine Muskelwand erzeugt.

Die beiden Pericardialhöhlen vereinigen sich über und unter dem Herzschlauch, so daß eine einheitliche Pericardialhöhle entsteht. Diese schnürt sich allmählich von der Leibeshöhle ab, indem eine Scheidewand entsteht, in welcher die Ductus Cuvieri verlaufen. Nur eine enge Verbindung bleibt jederseits zwischen der Leibeshöhle und dem Pericardium bestehen [3]).

1) Eine solche Anordnung der Strahlen ist bei manchen fossilen Selachiern vorhanden; z. B. zeigt Cladoselache in der Brustflosse und in der Bauchflosse zahlreiche ungegliederte Strahlen in paralleler Lage (Dean, Anat. Anz., Bd. 11, 1896, p. 673 u. f.).

2) Die Form der paarigen Herzanlage ist von His (1894) abgebildet; jederseits an dem sich abschnürenden Vorderdarm sieht man einen Gefäßstamm, welcher an seinem unteren Ende aus mehreren Venen sich zusammensetzt.

3) Das Genauere über die Entstehung der Scheidewand zwischen der Pericardial- und Peritonealhöhle, sowie über die Bildung des Canalis pericardiaco-peritonealis ist aus der Schrift von Hochstetter (1900) zu ersehen.

Wie das Endothel des Herzens wird auch das Endothel der Gefäße von Mesenchymzellen gebildet. — Die Aorta entsteht durch mediane Vereinigung paariger Anlagen (Fig. 106). Auch die Subintestinalvene wird paarig angelegt (Fig. 106). Aus den beiden Teilen derselben wird dann vor dem After eine einheitliche Vene gebildet, in welche die Dottervene einmündet und welche auf der linken Seite des Darmnabels zum Herzen geht (Paul Mayer 1887).

Wenn die Cardinalvenen sich gebildet haben, was erst spät geschieht, verbinden sie sich mit dem postanalen Teil der Subintestinalvene und führen das Blut des Schwanzes zum Herzen zurück.

Es bleibt nun noch dasjenige Mesoderm zu besprechen, welches außerhalb des Embryonalleibes sich befindet, das extraembryonale und periphere Mesoderm. Dasselbe besteht aus einer Zellenschicht, welche als Fortsetzung der Seitenplatten vom Embryonalkörper zum Rande des Blastoderms sich erstreckt und in dem Randwulst längs des ganzen Randes des Blastoderms sich fortsetzt. Diese Schicht besitzt Verdickungen, aus welchen Blutinseln hervorgehen; solche Anlagen von Blutinseln bilden sich an dem ganzen Randwulst längs des seitlichen und des vorderen Randes des Blastoderms (Fig. 92). — Indem das Blastoderm sich weiter ausbreitet, rücken diese kleinen Zellmassen nicht in dem Maße weiter, wie der Rand des Blastoderms sich vorschiebt, und sie entfernen sich folglich ein wenig von dem Rande; sie bleiben mit demselben durch eine dünne Mesodermlamelle verbunden,

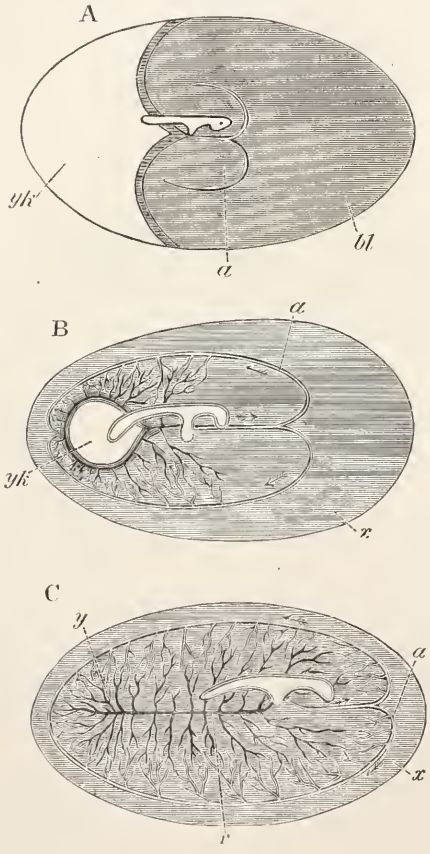


Fig. 120 A—C. Drei Stadien der Entwickelung von Pristiurus, welche die Umwachsung des Dottersackes und die Gefäße auf dem Dotter zeigen. (Nach Balfour.) — A Das Blastoderm hat etwas mehr als die Hälfte des Dottersackes umwachsen. *bl* Blastoderm, *yk* Dotter, *a* Dotterarterie. — B Der Dottersack ist nahezu umwachsen; nur ein kleines Dotterloch (*yk*) ist hinter dem Embryo sichtbar. — C Das Dotterloch ist geschlossen. *a* Dotterarterie, *v* Dottervene, *x* Blastoderm, *y* Verschlußstelle des Dotterloches.

welche an der Uebergangsstelle des Ektoderms und der subblastocölen Schicht herauswächst (Fig. 93); es läuft folglich eine continuirliche schmale Mesodermschicht längs der ganzen Peripherie des Blasto-

derms, und am Innenrande derselben befinden sich die Anlagen der Blutinseln (Fig. 119). Diese erscheinen als Verdickungen der Splanchnopleura. Indem sich die Blutinseln in Gefäßwandungen und in Blutkörperchen differenziren, geht von ihnen die Bildung eines unter der Splanchnopleura gelegenen Gefäßnetzes aus.

Die Circulation, welche in dem extraembryonalen Gebiet des Blastoderms eingerichtet wird, hat den Zweck, dem Embryo Nahrung und Sauerstoff zuzuführen. Das Blut nimmt folgenden Weg. Auf der rechten Seite des Darmnabels geht eine große Arterie auf den Dotter über, verläuft nach vorn und teilt sich vor dem Kopfe des Embryo in 2 Gefäße, welche sich nach rechts und links wenden. Dieses Gefäß ist die Dotterarterie oder Nabelarterie (Paul Mayer); sie entspringt aus der Aorta an der rechten Vorniere [1]), wie schon oben gesagt wurde (p. 134). Ihre beiden Teiläste gehen auf dem Dottersack in zahlreiche Gefäße über, welche nach der Peripherie des Blastoderms verlaufen und am Rande des Blastoderms in 2 große Dottervenen einmünden. Diese gehen längs des Randes nach hinten, und da die Ränder des Blastoderms sich hinter dem Embryo eine Strecke weit nahtartig vereinigen (Fig. 121), fließen auch diese beiden Gefäße hier zu einem einzigen Venenstamme zusammen. Nun wird der Dottersack mehr und mehr von dem Blastoderm umwachsen (Fig. 120), und schließlich wird die Umwachsung mit dem Verschluß des Dotterloches beendet, welcher in einer kurzen Entfernung hinter dem Embryo stattfindet. Dabei werden die Randvenen zusammengezogen, und es bleibt nur eine große Dottervene, welche von hinten her an den Embryo herantritt (Fig. 120 C). Wie Paul Mayer gezeigt hat, tritt die Dottervene am Hinterende des Darmnabels mit der Subintestinalvene in Verbindung, und geht das Blut dieser Gefäße durch eine große an der linken Seite des Darmnabels verlaufende Vene zum Herzen zurück. Bei der Ausbildung der Leber wird diese Vene zur Pfortader.

Der Darmkanal der Selachierembryonen.

Die hauptsächlichsten Publicationen sind diejenigen von Leydig (1852), Balfour (1878), Laguesse (1894), Rückert (1896).

Der Mund wird durch eine Einbuchtung des Ektoderms angelegt, welche dann in den Darm sich öffnet (bei Pristiurus am Ende des Stadiums K). Zu dieser Zeit besteht der Darmkanal aus folgenden Abschnitten: erstens aus dem breiten Kiemendarm, an welchem seitlich die Kiemenspalten entstehen, zweitens aus dem Vorderdarm, welcher ein schmäleres Rohr bildet und sich später in den Oesophagus und den Magen gliedert; dann folgt der Anfangsteil des Mitteldarms, an welchem die Anlagen der Leber und des Pankreas sich finden, unmittelbar dahinter der Dottergang, durch welchen der Mitteldarm mit dem Dottersack in Verbindung steht; sodann der Spiralklappendarm, welcher in die der späteren Cloake entsprechende Erweiterung des Darmrohres mündet. Hinter der Cloake findet man den postanalen Darm, welcher nahe an der Schwanzspitze mit dem Schwanzbläschen endet; dieses ist eine blasige Erweiterung des postanalen Darmes, in welche der Canalis neurentericus sich öffnet.

1) Bei Teleosteerembryonen ist offenbar die Arteria mesenterica, welche im Bereich der Vorniere entspringt und auf der rechten Seite des Darmes nach der Leber geht, der Nabelarterie der Selachier homolog; ein Teil des Blutes der Arteria mesenterica gelangt von der Leber aus auf den Dottersack.

Die Mundbucht ist seitlich von dem Kieferbogen begrenzt (Fig. 121). Der Kieferbogen erfährt eine Knickung, der obere Teil desselben bildet den Oberkiefer (das Palatoquadratum), der untere den Unterkiefer (Fig. 72 *L*). — Am hinteren Ende der sich einstülpenden Mundbucht wächst eine kleine Ausstülpung nach hinten, welche sich an den

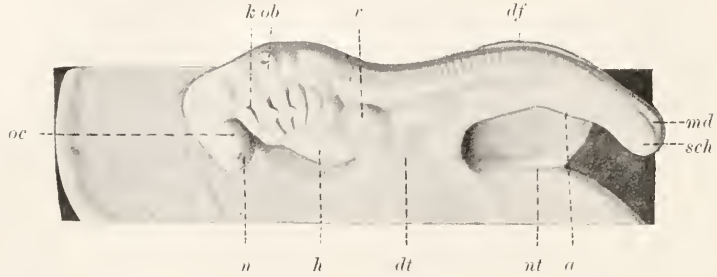


Fig. 121. Embryo von Torpedo im Stadium I—K. Vergrößerung 10mal. — *a* Stelle des Afters, *df* dorsaler Flossensaum, *h* Pericardium, *k* erste Kiemenspalte (Spritzloch), *md* Hinterende des Medullarrohrs, *ob* Ohrbläschen, *oc* Auge, *n* Nasengrube, *nt* nahtartige Vereinigung der Blastodermränder, *st* Dotterstiel, *sch* Schwanzknopf, *v* Gegend der Vorniere und der vorderen Extremität.

Trichterteil des Gehirns anlegt und das Hypophysensäckchen (den Pituitarkörper) darstellt. — Am Rande der Mundhöhle entstehen später die Zähne [1]).

Am Kiemendarm entstehen die Kiemenspalten; zur Bildung einer Kiemenspalte entsteht eine Ausstülpung vom Entoderm aus (Fig. 21 auf p. 34), welche an das Ektoderm vordringt und mit einer Einsenkung des Ektoderms sich verbindet, worauf der Durchbruch der Spalte erfolgt.

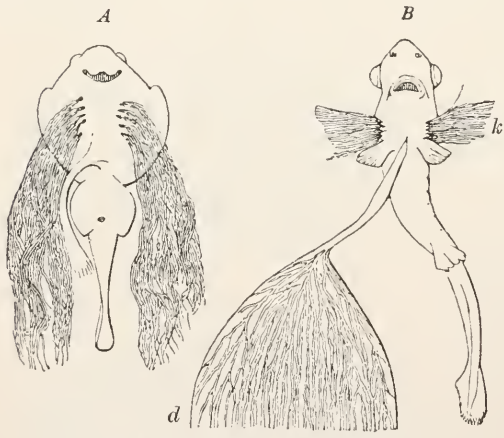


Fig. 122 *A* u. *B*. Ein Rochen- und ein Haiembryo mit den äußeren Kiemenfäden. (Nach Boas.) Bei *B* ist auch der Dottergang und ein Teil des Dottersackes mit den Dottergefäßen dargestellt.

Die erste Kiemenspalte wird zum Spritzloch, indem ihr oberer Abschnitt sich erweitert (Fig. 121), ihr ventraler Teil sich verschließt. — Hinter dem Spritzloch folgen bei Torpedo und überhaupt bei den meisten Selachiern noch 5 Kiemenspalten [2]).

An den Kiemenbögen wachsen die Kiemenfäden hervor; zuerst er-

1) Ich muß davon absehen, die Entwickelung der Zähne hier zu beschreiben. Ich verweise auf die Arbeiten von O. Hertwig (1874) und Laaser (1900).

2) Aber Hexanchus hat 6, Heptanchus 7 Kiemenspalten; unter den fossilen Haien hat Cladoselache ebenfalls 7 Kiemenspalten.

scheinen die mittleren Kiemenfäden in Form kleiner Knöpfchen am 2. Bogen (Hyoidbogen) und am 3. Bogen (Fig. 121). Dann kommen solche Knöpfchen längs der ganzen Kiemenbögen hervor (Fig. 72 L); so entstehen zahlreiche Kiemenfäden, welche zu sehr großer Länge auswachsen und offenbar die Atmung des Embryo vermitteln (Fig. 122). Sie sitzen an der vorderen Wand des Spritzlochs, an beiden Wänden der nächsten 4 Spalten und an der vorderen Wand der 5. Spalte an. — Zur Zeit, wenn der Embryo ausschlüpft, werden die Kiemenfäden rückgebildet und ragen dann nicht mehr aus den Kiemenspalten hervor.

Am Boden der Kiemenhöhle entsteht in der Gegend des Mandibularbogens ein kleines Divertikel (Fig. 123), welches sich abschnürt und in einzelne Follikel zerfällt. Es ist die Schilddrüse (Glandula thyreoidea), entsprechend der Thyreoidea der Petromyzonten und der Hypobranchialrinne (dem Endostyl) des Amphioxus (vergl. p. 66 u. 84).

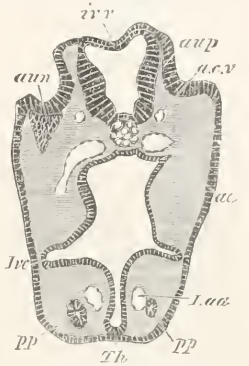


Fig. 123. Querschnitt durch den Kopf eines Torpedoembryo (Stadium mit 3 Kiemenspalten). *aup* Ohrgrube, *aun* Ganglion des Hörnerven, *ivv* Dach des 4. Ventrikels (Hinterhirnteil des Medullarrohrs), *acv* vordere Cardinalvene, *ao* Aortenwurzel, *Iaa* Gefäß im Mandibularbogen, *pp* Kopfhöhle (Mesodermhöhle) im Mandibularbogen, *Ivc* 1. Kiemenspalte, *Th* Anlage der Thyreoidea. (Nach Balfour.)

Die Leber entsteht am Anfang des Mitteldarmes und wird durch eine ventrale Bucht angelegt, von welcher 2 seitliche Ausstülpungen ausgehen (Fig. 124). Unmittelbar unter der Leberanlage entsteht eine kleine Ausstülpung, welche anfangs kein Lumen enthält; es ist die Anlage der Gallenblase. Die Anlagen der Leber und der Gallenblase schnüren sich vom Darme ab, wobei aus dem Reste der Verbindung mit dem Darm der Gallengang entsteht und die Gallenblase an den Gallengang zu liegen kommt[1]).

Das Pankreas wird von einer Ausstülpung des Darmrohres gebildet, welche an der Dorsalseite desselben gerade über der Leberanlage sich anlegt[2]), wie Fig. 124 zeigt.

Beiläufig mag bemerkt werden, daß die Milz gerade über dem Pankreas, aber unabhängig von demselben entsteht. Sie nimmt ihren Ursprung an dem Mesenterium der Magen- und Duodenalgegend und bildet sich aus dem Mesenchym (Laguesse).

Unmittelbar hinter den Anlagen der Leber und des Pankreas geht der Dottergang ab (Ductus vitello-intestinalis). Der Dottergang entsteht dadurch, daß an dieser Stelle die ursprüngliche Verbindung des gastralen Entoderms und des Dotterentoderms erhalten bleibt, während der Embryo sich von der Dotterkugel abhebt. Indem der Dottergang sich verlängert, wird die Dotterkugel zu dem langgestielten Dottersack (Fig. 122 B). Dieser wird später resorbirt. — Bei manchen Selachiern bildet sich an dem in der Bauchhöhle gelegenen Teile des Dotterganges durch Ausstülpung ein innerer Dottersack, in welchen die Dottermasse übertritt; der innere Dottersack nimmt also

1) Genauere Beschreibungen der Bildung der Leber findet man bei Laguesse (1894) und bei Choronshitzky (1900).

2) Es ist also nur eine dorsale Pankreasanlage vorhanden; ihr Ausführungsgang ist der Ductus Santorini; ventrale Pankreasanlagen sind nicht gefunden worden (Laguesse 1894, Brachet 1896).

in dem Maße zu, wie der äußere dünner und schmächtiger wird (so bei Acanthias und Scymnus); bei anderen Arten (z. B. bei Mustelus laevis) fehlt dieser innere Dottersack[1]). Aus dem inneren Dottersack tritt die Dottermasse allmählich in den Spiraldarm über und wird da resorbirt. — Es besteht bei Embryonen Flimmerung im Dottergange und im Spiralklappendarme; im Dottergange bleibt die Flimmerung bis zum Ende des Eilebens, im Darme verschwindet sie schon früher (Leydig 1852).

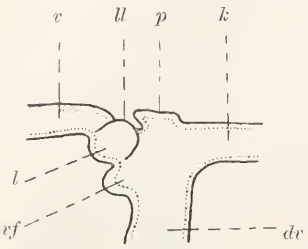


Fig. 124. Schema der Lebergegend des Darmes bei Selachierembryonen. [Nach Laguesse (1894) etwas verändert.] *dv* Dottergang, *k* Klappendarm, *l* Leberbucht, *ll* seitliche Leberausstülpung, *p* Pankreasanlage, *v* Vorderdarm, *vf* Anlage der Gallenblase.

Hinter dem Dottergange beginnt der Klappendarm. Die Entwickelung der Spiralklappe ist neuerdings von Rückert (1896), von Kantorowicz (1897) und von Paul Mayer (1897) beschrieben worden. Rückert hat die Vorgänge bei Pristiurus durch Plattenmodelle klargelegt. Es bildet sich zuerst eine rinnenförmige Einbiegung des noch gestreckt verlaufenden Entodermrohres, so daß die Wand in Gestalt einer Längsfalte in das Lumen vorspringt. Dann windet sich das entodermale Rohr innerhalb seines Peritonealschlauches in Spiraltouren auf, in der Richtung einer rechtsgewundenen Schraube[2]); dieser Proceß beginnt am hinteren Ende und schreitet allmählich nach vorn hin fort. Die Spirale macht bei Pristiurus $7\,^1/_2$ Windungen, bei Torpedo 12, bei Acanthias vulgaris 15.

In der Gegend des Afters zeigt das Darmrohr eine hohe und schmale Erweiterung, welche den entodermalen Teil der Kloake darstellt. In diese Erweiterung münden die Urnierengänge ein, und am vorderen Ende dieser Erweiterung wird sich der After bilden (Fig. 125D bei *cl.al*). Während sich das Darmrohr vor und hinter dem After von dem ventralen Ektoderm entfernt, bleibt es an der Stelle des Afters in Berührung mit demselben[3]). Der Durchbruch des Afters erfolgt erst in spätem Stadium (bei Pristiurus im Stadium O), nachdem sich

1) Die Gattung Mustelus verhält sich nach den Arten verschieden: Mustelus vulgaris bekommt nur einen kleinen inneren Dottersack, und Mustelus laevis hat keine Spur eines inneren Dottersackes. Bei Mustelus bleibt der äußere Dottersack bis zur Geburt, und der Nabelgang hat sich dabei immer weiter und weiter ausgezogen (Leydig 1852). Mustelus laevis hat die merkwürdige Eigentümlichkeit, daß der äußere Dottersack vermöge starker Faltung und Runzelung sich in Falten und Buchten der Uterusschleimhaut anlegt und so die Dottersackplacenta bildet, von welcher schon früher die Rede war (p. 101).

2) Die Längsrinne geht nach hinten in die Spiralrinne über, und die Gestalt des gewundenen Darmteiles läßt sich, wie mir scheint, am besten mit einem Pfropfenzieher vergleichen. Der äußeren Spiralrinne entspricht im Innern die einspringende Spiralfalte. Diese hat einen ähnlichen Verlauf, wie eine im Inneren eines Turmes aufsteigende Wendeltreppe, welche nur an der Wand des Turmes (nicht an einer Mittelsäule) befestigt ist.

3) Es besteht aber zu dieser Zeit keine Verschmelzung mit dem Ektoderm. „Obgleich das Darmrohr früher im ganzen Schwanzteile des Embryos ventralwärts geöffnet war und sich in einer Naht geschlossen hat, und obgleich der After an einer Stelle dieser Naht entsteht, kommt er dort nicht durch Offenbleiben zustande, sondern bricht secundär durch, nachdem vorher das Darmrohr sich durchweg deutlich vom Ektoderm gesondert hatte“ (Schwarz 1889).

vom Ektoderm eine taschenartige Einstülpung gebildet hat, welche mit dem entodermalen Teile der Kloake verschmilzt (Balfour 1878).

Hinter der Kloake folgt der postanale Darm (Schwanzdarm). Derselbe geht am oberen Teile der genannten Erweiterung ab und wird zunächst sehr dünn (Fig. 125 C *al*); er erweitert sich aber wieder gegen das Hinterende des Schwanzes und endet am unteren Teile des Canalis neurentericus mit dem Schwanzbläschen (caudal vesicle von Balfour)[1]). Bei dem weiteren Wachstum verschwindet zunächst der verdünnte Teil des Schwanzdarmes, während das Schwanzbläschen sich lange erhält. — An der Endblase fließen die beiden Mesodermstreifen mit dem Entoderm zusammen und vereinigen sich in einer unter und hinter der Endblase liegenden

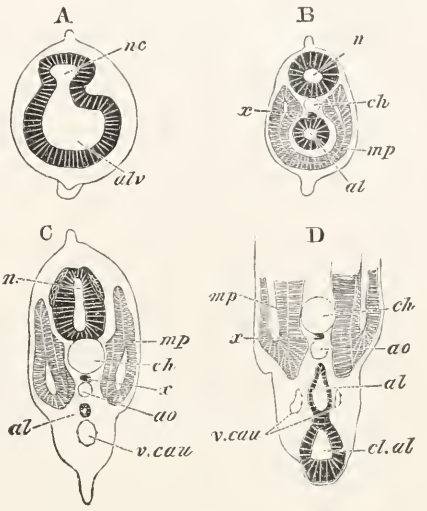


Fig. 125 A—D. 4 Querschnitte durch den Schwanz eines Selachierembryo des Stadiums K. (Nach Balfour.) Der Schnitt A trifft das Schwanzbläschen, die Schnitte B u. C den postanalen Darm, der Schnitt D die Kloakenanlage. *ao* Aorta, *al* Schwanzdarm, *ch* Chorda, *alv* Schwanzbläschen, *n* Medullarrohr, *nc* Canalis neurentericus, *mp* Mesoderm, *cl.al* Kloakenanlage, *v.cau* Vena caudalis, *x* Subchordalstrang.

Zellmasse, welche früher schon (p. 129) erwähnt und als Schwanzknopf oder Primitivknopf bezeichnet wurde (vergl. Fig. 107—110 und Fig. 121 *sch*). Während diese Zellmasse bei dem Wachstum des Schwanzes zur Verlängerung der Mesodermstreifen aufgebraucht wird, verschwindet das Schwanzbläschen und obliterirt der Canalis neurentericus (Balfour 1878).

Litteratur über die Entwickelung der Selachier.

Balfour, F. M., *A Monograph on the development of the Elasmobranch Fishes, London 1878. Reprinted from the Journ. of Anat. and Physiol. for 1876, 1877 and 1878.*

— *Handbuch der vergleichenden Embryologie, Bd. 2., Jena 1881.*

Beard, J., *The System of Branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida. Studies from the Biol. Labor. of the Owens College, Manchester 1886.*

— *The Origin of the Segmental Duct in Elasmobranchs. Anat. Anz., Bd. 2, 1887, p. 646—652.*

— *The Development of the Peripheral Nervous System of Vertebrates. Quarterly Journ. Micr. Sc., Vol. 29.*

— *On the development of the common skate (Raja batis). Eight Annual Report of the Fishery Board for Scotland, 1892, p. 300—311.*

---

1) Schwanzbläschen (Endblase) und Canalis neurentericus sind an Fig. 125 A zu sehen; das Zusammenfließen des Mesoderms mit dem Entoderm ist aber in der Figur nicht dargestellt. — Beiläufig mag erwähnt werden, daß schon Balfour die Homologie zwischen der Endblase der Selachier und der Kupffer'schen Blase der Teleosteer erkannte.

Beard, J., *The History of a Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida. Zool. Jahrb., Morph. Abt., Bd. 9, 1896.*

— *The Morphological Continuity of the Germ-Cells in Raja batis. Anat. Anz., Bd. 18, 1900, p. 465—485.*

— *The Source of Leucocytes and the true Function of the Thymus. Anat. Anz. Bd. 18, 1900, p. 550—573.*

Brachet, A., *Recherches sur le développement du pancreas et du foie (Sélaciens, Reptiles, Mammifères). Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 32. Année, 1896, p. 620—696.*

Braus, H., *Beiträge zur Entwickelung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. Morph. Jahrb., Bd. 27, 1899, p. 417—496 und p. 501—629.*

— *Ueber die Extremitäten der Selachier. Verhandl. d. Anat. Ges., 1898, p. 166—180.*

— *Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Jenaische Zeitschr., Bd. 31, Jena 1898.*

— *Ueber neuere Funde versteinerter Gliedmassenknorpel bei Selachiern. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, Bd. 34, 1901.*

Choronshitzky, B., *Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase u. Bauchspeicheldrüse bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte, 1900, H. 42 u. 43.*

Claus, C., *Ueber die Herkunft der die Chordascheide der Haie begrenzenden äusseren Elastica. Sitzungsber. d. K. Akad. in Wien, math.-naturw. Kl., 1894.*

Dean, Bashford, *The Fin-fold Origin of the paired Limbs, in the light of the Ptychopterygia of Palaeozoic Sharks. Anat. Anz., Bd. 11, 1896, p. 673—679.*

Dohrn, A., *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Kiemenbogen der Selachier. VI. Flossen der Selachier. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 5, 1884.*

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kiefrapparates der Selachier. Ebendas., Bd. 6, 1886.*

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XI. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. Ebendas., Bd. 7, 1887.*

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XIV. Ueber die Entwickelung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern. Ebendas., Bd. 8, 1888.*

— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. Ebendas., Bd. 9, 1890.*

Emmert, J., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachier, insbesondere nach Untersuchungen an Torpedo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900.*

Froriep, A., *Zur Entwickelungsgeschichte der Kopfnerven. Verh. d. Anat. Ges., 1891, p. 55—65.*

Gadow, H., *and* **Abbot, E. C.**, *Evolution on the vertebral Column of Fishes. Philos. Transactions, Vol. 186, London 1895.*

Gerbe, *Recherches sur la segmentation de la cicatricule et la formation des produits adventifs de l'oeuf des Plagiostomes. Journ. de l'Anat. et de le Phys., 1872.*

Giacomini, E., *Sulla regressione del sacco vitellino nei Selacei. Proc. R. Accad. Fisiocrit. Siena, Anno acad. 203, No. 6. — Estr. in Monit. Zool. Ital. Anno 6, No. 2, 1895.*

Gregory, E. R., *Origin of the pronephric duct in Selachians. Zool. Bull., Vol. 1, 1897, p. 123—129.*

Haller, B., *Ueber die Urniere von Acanthias vulgaris. Morph. Jahrb., Bd. 29, 1901, p. 283—316.*

Haswell, W. A., *On the development of Heterodontus (Cestracion) Philippi. Proceed. of the Linn. Soc. of New South Wales, 1897, p. 97—103. (Betrifft nur das Blastula- und das Gastrula-Stadium.)*

Hertwig, Oscar, *Ueber Bau und Entwickelung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr., Bd. 8, 1874.*

His, W., *Ueber die Bildung der Haifischembryonen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. 2, 1877.*

— *Ueber mechanische Grundvorgänge tierischer Formenbildung. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1894, p. 1—80.*

— *Ueber die Vorstufen der Gehirn- und Kopfbildung bei den Wirbeltieren. — Sonderung und Charakteristik junger Selachierembryonen. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1894, p. 313—354.*

— *Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1897.*

— *Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Abh. d. math.-phys. Cl. d. K. Sächs. Akad. d. W., Bd. 26, 1900, p. 173—327.*

Hochstetter, F., *Ueber die Entstehung der Scheidewand zwischen Pericardial- und Peritonealhöhle bei Embryonen von Acanthias. Morph. Jahrb., Bd. 29, 1890, p. 141 bis 168.*

Hoffmann, C. K., *Sur l'origine du feuillet blastodermique moyen chez les poissons cartilagineux. Archives Néerlandaises, T. XVIII.*
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachii. Morph. Jahrb., Bd. 24, 1896, p. 209—280 u. Bd. 25, 1897, p. 250—304.*
— *Untersuchungen über den Ursprung des Blutes. Verh. d. K. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, Tweede Sectie, Deel 3, 1893.*
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Blutgefässe bei den Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. 19, 1893, p. 592—648.*
Holm, John F., *Some Notes on the early Development of the Olfactory Organ of Torpedo. Anat. Anz., Bd. 10, 1895, p. 201—207.*
Jungersen. *Ueber die Bauchflossenanhänge und Copulationsorgane der Selachier. Anat. Anz., Bd. 14, 1898, p. 498 u. f.*
Kästner, Sandor. *Ueber die Entwickelung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbeltieren. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1892, p. 153—222.*
Kastschenko, W., *Zur Frage über die Herkunft der Dotterkerne im Selachierei. Anat. Anz., 1888, p. 253—257. Mit 1 Taf.*
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryo. Anat. Anz., Bd. 3, 1888, No. 16.*
— *Ueber den Reifungsprocess des Selachiereies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 50, 1890, p. 428—442. Mit Taf. XVII.*
Killian. *Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verh. d. Anat. Ges. auf der Vers. zu München 1891, p. 85—107.*
Klaatsch, H., *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Morph. Jahrb., Bd. 20, 1893.*
— *Zur Frage nach der morphol. Bedeutung der Hypochorda. Morph. Jahrb., Bd. 25, 1897.*
Kollmann, J., *Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1884.*
— *Gemeinsame Entwickelungsbahnen der Wirbeltiere. Ebendas., 1885.*
— *Ueber gemeinsame Entwickelungsbahnen der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, p. 517—524.*
Kontorowicz, R., *Ueber Bau und Entwickelung des Spiraldarms der Selachier. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 70, Leipzig 1897, p. 337—364.*
Kopsch, Fr., *Ueber die Eiablage von Scyllium canicula in dem Aquarium der zoologischen Station zu Rovigno. Biol. Centralbl., Bd. 17, 1897, p. 885—894.*
— *Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scylliumembryonen. Verh. d. Anat. Ges., 1898, p. 49—67.*
— *Gemeinsame Entwickelungsformen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Ebendas., p. 67 bis 79.*
Laaser, Paul. *Die Entwickelung der Zahnleiste bei den Selachiern. Vorl. Mitt. Anat. Anz., Bd. 17, 1900, p. 479—489.*
Laguesse, E., *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Journ. de l'Anat. Paris, 1890, p. 156—169.*
— *Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents. Journ. de l'Anat. et de la Phys., T. 30, Paris 1894.*
— *Développement du pancréas chez les Sélaciens. Bibl. anat., 1894, p. 101—109.*
— *La rate, est-elle d'origine entodermique ou mésodermique? Ibid., 1894.*
Leuckart, R., *Ueber die allmähliche Bildung der Körpergestalt der Rochen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 2.*
Leydig, Fr., *Beiträge zur mikrosk. Anatomie und Entwickelung der Rochen und Haie, Leipzig 1852.*
Locy, W. A., *The Optic Vesicles of Elasmobranchs. Journ. of Morph., Vol. 9, Boston 1894, p. 115—122.*
— *Metamerie Segmentation in the Medullary Folds and Embryonic Rim. Anat. Anz., Bd. 9, 1894.*
— *Contribution to the Structure and Development of the Vertebrate Head. Journ. of Morph., Vol. 11, Boston 1895.*
Lwoff, B., *Die Bildung der primären Keimblätter etc. bei den Wirbeltieren. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes, Moscou 1894.*
Malm, A. W., *Bidrag till Kännedom om Utvecklingen af Rajae. Kongl. Vetenskaps Akademiens Förhandlingar, Stockholm 1876.*
Mayer, Paul. *Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 6, 1885.*
— *Ueber die Entwickelung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Ebendas., Bd. 7, 1887.*
— *Ueber den Spiraldarm der Selachier. Ebendas., Bd. 12, 1897.*
— *Ueber die ersten Stadien der Gefässe bei den Selachiern. Anat. Anz., Bd. 9, 1894, p. 185—192.*

Marshall, A. M., *The Segmental Value of the Cranial Nerves. Studies from the Biol. Labor. of the Owens College, Manchester 1886.*

— *and* **Spencer, W. B.,** *Observations on the Cranial Nerves of Scyllium. Ibid.*

Mehrdorf, C., *Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues und der Entwickelung der embryonalen Anhangsgebilde bei den lebendig gebärenden Haifischen. Rostock 1890.*

Minot, C. S., *The Concrescence Theory of the Vertebrate Embryo. American Naturalist, Vol. 24, 1889.*

— *Gegen das Gonotom. Anat. Anz., Bd. 9, 1894, p. 210—213.*

Mitrophanow, Paul, *Étude embryogénique sur les Sélaciens. Arch. de Zool. exp., 3. Sér., Vol. 1, Paris 1893. (Betrifft die Organe des Kopfes.)*

Mollier, S., *Zur Entwickelung der Selachierextremitäten. Anat. Anz., Bd. 7, 1892, p. 351—365.*

— *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte, 1893.*

Mollier, S., *Ueber die Entwickelung der 5-zehigen Extremität. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, 1894, H. 1.*

Müller, Joh., *Glatter Hai des Aristoteles und über die Verschiedenheiten unter den Haifischen und Rochen in der Entwickelung des Eies, Berlin 1840.*

Müller, W., *Ueber Entwickelung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschr., Bd. 6.*

Neal, H. V., *A Summary of Studies on the Segmentation of the Nervous System in Squalus acanthias. Anat. Anz., Bd. 12, 1896, p. 377—391.*

Nishikawa, *Notes on some Embryos of Chlamydoselachus anguineus Garm. Annotationes zoologicae Japonenses, Vol. II, Pars IV, Tokyo 1898.*

Perenyi, *Embryologie von Torpedo. Vorl. Mitt. Zool. Anz., 1886, p. 433.*

Platt, Julia B., *A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head (a study of Acanthias vulgaris). Journ. of Morph., Vol. 5, Boston 1891.*

Rabl, C., *Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. d. Anat. Ges., 1892, p. 104 bis 136.*

— *Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. 15, 1889, Bd. 19, 1892 u. Bd. 24, 1896.*

— *Ueber die Entwickelung des Venensystems der Selachier. Festschr. f. Leuckart, Leipzig 1892, p. 229—235.*

— *Vorwort zum 1. Bande der Theorie des Mesoderms, Leipzig 1896.*

Rabl-Rückhard, H., *Das gegenseitige Verhältnis von Chorda, Hypophysis und Schädelbalken bei Haifischembryonen. Morph. Jahrb., Bd. 6, 1880, p. 535—571.*

Ridewood, W. G., *On the Spiracle etc. in Elasmobranch Fishes. Anat. Anz., Bd. 11, 1895, p. 425—433.*

Rückert, Joh., *Zur Keimblattbildung bei Selachiern. Ein Beitrag zur Lehre vom Periblast. München 1885.*

— *Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz., Bd. 2, 1887, p. 97—154.*

— *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralbl., Bd. 8, 1888, p. 385—430.*

— *Ueber die Entstehung der Exeretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1888, p. 205—278.*

— *Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. 4, 1889, p. 353—374, Taf. I.*

— *Zur Befruchtung des Selachiereies. Ebendas., Bd. 6, 1891, p. 308—322.*

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Ebendas., Bd. 7, 1892, p. 108—158.*

— *Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern. Ebendas., Bd. 7, 1892, p. 320—333.*

— *Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. f. C. v. Kupffer, Jena 1899. Mit 8 Taf.*

— *Ueber die Entwickelung des Spiraldarmes bei Selachiern. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd. 4, 1896.*

— *Ueber die Spiraldarmentwickelung von Pristiurus. Verh. d. Anat. Ges., 1896.*

Samassa, Paul, *Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. I. Selachier. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd. 2, 1895, p. 127—168. Taf. XII—XIV.*

Schenk, S. L., *Die Eier von Raja quadrimaculata innerhalb der Eileiter. Sitzungsber. der K. Akad. Wien. Vol. LXXIII, 1873.*

Schneider, A., *Zur frühesten Entwickelung besonders der Muskeln der Elasmobranchier. Mit 1 Taf. Zool. Beitr. herausg. von Anton Schneider, Bd. 2, 1890, H. 3.*

Schwarz, Daniel, *Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 48, 1889. (Auch ersch. als philos. Diss. Strassburg.)*

Schultz, Alex., *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachiereies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11, 1875.*
— *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Knorpelfische. Ebendas., Bd. 13, 1877.*
Semper, C., *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arb. a. d. Zool. Inst. Würzburg, Bd. 2, 1875.*
Sewertzoff, A. N., *Die Entwickelung des Selachierschädels. Festschr. f. Kupffer, Jena 1899, p. 281—320.*
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Die Metamerie des Kopfes des elektr. Rochens. Bull. Soc. Natur. Moscou, T. 12, 1899.*
Sobotta, *Die Furchung des Wirbeltiereies. Ref. in Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., 1897.*
Swaen, S., *Études sur le dév. de Torpedo. Arch. de Biol., T. VII, 1887.*
— *Étude sur le dével. des feuillets et des premiers îlots sanguins dans le blastoderme de la Torpille. Extraits de bull. de l'Acad. R. de Belg. 3. Sér., T. IX, 1885.*
van der Stricht, O., *Origine des globules sanguins etc. chez les embryons de Sélaciens. Comptes rendus des séances de la Soc. de Biol., 1896, p. 4.*
van Wijhe, J. W., *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verh. d. K. Akad. Amsterdam, Deel 22, 1883.*
— *Die Beteiligung des Ektoderms an der Entwickelung des Urnierenganges. Anat. Anz., Bd. 9, 1886.*
— *Ueber die Entwickelung des Excretionssystems etc. bei den Selachiern. Ebendas., 1888, p. 74.*
— *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33, 1889, p. 461—516.*
— *Ueber die Beteiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges. Verh. d. Anat. Ges., 1898, p. 31—37.*
Virchow, H., *Ueber die Entwickelung der Gefässverbreitung auf dem Selachier-Dottersacke. Sitzungsber. Ges. nat. Freunde Berlin, 1895, No. 5, p. 98—103.*
— *Ueber die Schwanzbildung bei Selachiern. Ebendas., 1895, No. 6, p. 105—120.*
— *Unterschiede im Syncytium der Selachier nach Ort, Zeit und Genus. Ebendas., 1897, p. 91—110.*
— *Ueber Oberflächenbilder von Selachierkeimen und Mesodermursprungszone. Verh. d. Anat. Ges., 1898, p. 43—49.*
— *Ueber die Blutinseln und den Gefässbezirk von Torpedo ocellata. Sitzungsber. d. Ges. nat. Freunde Berlin, 1898, p. 118—135.*
— *Dottersacknaht und primärer Kreislauf bei Scyllium. Ebendas., 1897, p. 49—59.*
Wyman, *Observations on the development of Raja batis. Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences, Vol. 9, 1864.*
Ziegler, H. E., *Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbeltiere. Ber. d. nat. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. 8 (Festschrift f. Weismann), 1894, p. 192—209.*
Ziegler, H. E., und **Ziegler, F.**, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892, p. 56—102, Taf. III u. IV.*

Nachtrag.

Die Furchung der Selachier betreffend.

Während des Druckes erschien eine Mitteilung von Bashford Dean über die Furchung von Heterodontus (Cestracion) japonicus Macleay; dieselbe ist so wichtig, daß ich hier nachtragsweise darüber berichten muß[1]). Dean fand, daß der genannte Selachier eine totale inäquale Furchung besitzt, ganz ähnlich derjenigen der Ganoiden (vergl. Amia und Lepidosteus, p. 159 u. 164). — Das Ei mißt 4—5 cm im Durchmesser und ist von halbflüssiger Consistenz. Es wird umgeben von

1) Dean, Bashford, Reminiscence of Holoblastic Cleavage in the Egg of the Shark, Heterodontus (Cestracion) japonicus Macleay. Annotationes zoologicae japonenses, Vol. IV, Tokyo 1901.

einer feinen weißlichen Eihaut, darüber folgt das zähflüssige Eiweiß, welches den Zwischenraum zwischen der Eihaut und der Eischale (Eikapsel) erfüllt. Das Ei pflegt sich in dem Eiweiß so zu drehen, daß der animale Pol nach oben steht. Zur Zeit, wenn das Ei abgelegt wird, ist die Entwickelung etwa bis zu dem Blastulastadium vorgeschritten. Das Ei besitzt eine rötliche Keimscheibe, aber das Centrum der Furchung fällt nicht mit dem Mittelpunkt der Keimscheibe zusammen.

Man sieht ein Furchungsstadium in Fig. 126 und bemerkt, daß die Furchen den vegetativen Pol des Eies noch nicht erreichen. Im weiteren Verlauf der Furchung wird aber die ganze Dottermasse in Zellen zerlegt,

Fig. 126.

Fig. 126. Furchungsstadium von Heterodontus (Cestracion) japonicus. (Nach Dean.)

Fig. 127. Stadium der beginnenden Gastrulation. (Nach Dean.)

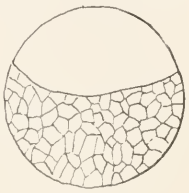


Fig. 127.

wie das Stadium der Fig. 127 zeigt, bei welchem die Gastrulation und die Ausbreitung der Blastodermscheibe begonnen hat. Dean hat noch ein späteres Gastrulastadium beobachtet, in welchem, ähnlich wie beim Frosch, ein kleiner, kreisrunder Blastoporus vorhanden war.

Da alle anderen Selachier, deren Entwickelung bis jetzt bekannt wurde, eine discoidale Furchung haben, so ist es von großer Bedeutung, daß bei Cestracion der ursprünglichere Furchungsmodus, die totale inäquale Furchung, gefunden wurde, besonders da die Gattung Cestracion zu den phyletisch älteren Selachierformen gehört und der Rest einer in der paläozoischen und mesozoischen Zeit artenreichen Familie ist.

V. CAPITEL.

Ganoiden.

Schmelzfische, Schmelzschupper, Glanzschupper.

Die in der Jetztzeit lebenden Ganoiden sind die wenigen Reste des in älteren Zeiten (besonders in den paläozoischen und mesozoischen Formationen) sehr artenreichen Ganoidenstammes.

An der Wurzel dieses Stammes haben sich die Dipnoer und die Amphibien abgezweigt; an einem jüngeren Ast sind zur Secundärzeit die Knochenfische (Teleosteer) aus Ganoiden hervorgegangen. Diese paläontologisch festgestellten Thatsachen werden auch durch die Embryologie bestätigt. Die Entwickelung der Ganoiden zeigt uns Zwischenstufen zwischen der den Dipnoern und Amphibien zukommenden Entwickelungsweise einerseits und derjenigen der Teleosteer andererseits. Die Gattung Acipenser besitzt eine totale inäquale Furchung, ähnlich wie die Amphibien, und gleicht denselben auch in Bezug auf die Bildungsweise des Medullarrohres; die Gattung Lepidosteus aber hat eine partielle Furchung und eine solide kielförmige Medullaranlage wie die Teleosteer; Amia hält hinsichtlich der Furchung zwischen Acipenser und Lepidosteus die Mitte. — Ich will die 3 Entwickelungsarten, welche bei den Ganoiden gefunden sind, getrennt besprechen und berichte also zuerst über Acipenser, dann über Amia, dann über Lepidosteus [1]). Am Schlusse will ich anhangsweise die Beobachtungen über die Vorniere und Urniere der Ganoiden zusammenstellen.

Die Entwickelung von Acipenser.

In der Gattung Acipenser ist die Entwickelung des Störs (Acipenser sturio L.) und diejenige des Sterlets (Acipenser ruthenus L.) bekannt geworden, erstere hauptsächlich durch die Untersuchungen von Dean, Kupffer und Ehrenbaum, letztere besonders durch die Studien von Salensky. Zwischen dem Stör und dem Sterlet besteht in der Embryologie eine weitgehende Uebereinstimmung, so daß man die beiden Arten gemeinsam besprechen kann.

1) Die Entwickelung der übrigen Ganoiden ist nicht bekannt. Nur von Polypterus Lapradei wurde eine 3 cm lange Larve neulich von Budgett (1901) abgebildet. Dieselbe besaß schon die große Kieme am Hyoidbogen am Rand des Kiemendeckels. Dorsalflosse und Schwanzflosse bildeten einen continuirlichen, durch Strahlen gestützten Flossensaum. In der Ruhelage stützte sich die Larve auf die Brustflossen, deren Strahlen am ventralen Rand der Flosse am längsten waren und nach dem dorsalen Rand hin an Länge abnahmen. Dabei wurde der distale Teil der Flosse nach vorn umgeknickt, in ähnlicher Weise wie es bei den Füßen der Amphibien geschieht.

Der Stör (Acipenser sturio) laicht im Sommer (an der Nordsee im Juli, in Amerika am Delaware-Fluß im Mai). Das Ei des Störes besitzt eine feine bräunliche Schleimhülle, die im Wasser die Eier untereinander und an andere Gegenstände festheftet. Die Eier werden in Streifen oder flachen Massen abgesetzt, die am Boden ankleben. Mit der Schleimhülle messen die Eier 3 mm, ohne dieselbe 2,8 mm (Kupffer). Das Ei besitzt 3—9 Mikropylen. Die Eizelle ist braun gefärbt, am animalen Teile dunkler; am vegetativen Teile, welcher drei Viertel des Umfangs einnimmt, etwas heller. — Wie bei Knochenfischen kann man die Eier künstlich befruchten und in Brutkästen sich entwickeln lassen [1]).

Der Sterlet (Acipenser ruthenus) laicht ebenfalls im Sommer (Mai und Juni). Das Ei ist 2 mm lang; das frischgelegte Ei erscheint dunkelgrau und besitzt am animalen Pol eine Keimscheibe von hellerem Aussehen. — Nachdem das Ei in das Wasser gekommen ist, hebt sich die Eihaut von der Eizelle ab; die Eihaut besteht aus zwei Schichten, von welchen die äußere als Chorion, die innere als Dotterhaut betrachtet wird. Der Eihaut ist eine klebrige Schichte aufgelagert, welche aus umgewandelten Follikelzellen besteht und zur Festheftung dient. Am animalen Pol sind einige Mikropylen vorhanden [2]). — Hinsichtlich der Menge des Dotters steht das Ei zwischen dem der Amphibien und dem der Teleosteer. Das Protoplasma der Keimscheibe ist von feinen Dotterkörnchen durchsetzt; die Keimscheibe nimmt etwa den fünften Teil des Umfanges der Eizelle ein; an der Oberfläche enthält sie dunkles Pigment. Die Dottermasse besteht aus dicht gedrängten groben Dotterkörnern und ist von einer dünnen protoplasmatischen Schichte (Rindenschichte) umkleidet, welche ebenso wie die Keimscheibe nur feine Dotterkörnchen enthält.

Die Befruchtung geht beim Sterlet in ähnlicher Weise wie beim Frosch vor sich. Es treten mehrere Spermatozoen durch die Eihaut hindurch, von welchen aber nur eines die Befruchtung vollzieht; sofort nach dem Eindringen des ersten Spermatozoons wird an der Oberfläche des Eies eine durchsichtige Grenzschicht abgeschieden, welche vermutlich die anderen Spermatozoen abhält. Das eindringende Spermatozoon zieht wie bei den Amphibien eine Pigmentstraße von der Oberfläche in die Keimscheibe hinein. Am unteren Ende der Pigmentstraße findet die Verschmelzung der beiden Vorkerne statt. Die erste Teilungsspindel stellt sich senkrecht zur Vereinigungsrichtung der Kerne, und die erste Furche fällt folglich in die Befruchtungsebene, d. h. diejenige Ebene, welche durch die Eiachse und durch die Pigmentstraße des Spermatozoons bedingt ist (Salensky). — Die ganze Furchung ist nach Ablauf eines Tages beendet.

---

1) Der Laich wird ausgestreift und in Mengen von einem halben Kilo in Schüsseln, Kübel oder Siebe gebracht. Hier wird jede Portion unter fleißigem Rühren mit der Hand oder mit Federn mit 2 Theelöffel voll Samenflüssigkeit übergossen, unter Zusatz von nur soviel Wasser als für das bequeme Rühren notwendig ist; nach etwa $^1/_4$-stündigem Rühren werden die Eier dann in die schwimmenden Brutkästen gebracht (Ehrenbaum). — Wie bei anderen Nutzfischen ist die künstliche Aufzucht auch beim Stör von wirtschaftlicher Bedeutung; nicht nur das Fleisch des Störes wird geschätzt, sondern auch der Rogen wird benutzt, da er, wie bei anderen Acipenserarten, zur Kaviarbereitung dient. — Ryder giebt die Gesamtzahl der Eier, die ein Stör zur Reife bringt, je nach der Größe des Fisches auf 800000 bis 2400000 Stück an, entsprechend einem Gewicht von 25—60 kg Rogen.

2) Kowalevsky, Wagner und Owsjannikow geben an, daß 7 Mikropylenöffnungen vorhanden seien, von denen 6 im Kreise um die 7. stehen; nach Salensky schwankt ihre Zahl von 5—13.

Die Furchung verläuft beim Stör und beim Sterlet in nahezu übereinstimmender Weise. Die ersten Furchen erscheinen im Bereich der Keimscheibe und setzen sich nur langsam auf die Dotterkugel fort. Nachdem die erste Furche am animalen Pol aufgetreten ist, erscheint die zweite, welche auf der ersten senkrecht steht; dann schreitet die erste Furche auf den unteren Teil des Eies fort, bis sie den vegetativen Pol erreicht; dasselbe thut nachher die zweite Furche. Währenddessen erscheinen auf der Keimscheibe 4 neue Furchen, deren Richtung nahezu meridional ist. Während diese Furchen auf den unteren Teil des Eies sich fortsetzen, treten im Bereich der Keimscheibe neue Furchen auf, welche teils annähernd meridional, teils annähernd latitudinal verlaufen; beim Stör zeigt das 16-zellige Stadium 4 innere Zellen und 12 äußere Zellen, so daß die Furchung derjenigen der Teleosteer (Fig. 149) sehr ähnlich ist, nur mit dem Unterschied, daß die Furchen bei den letzteren auf die Keimscheibe beschränkt sind, während beim Stör die Furchen der äußeren Zellen über die Dotterkugel herablaufen. In diesem Stadium hängen alle Zellen (auch die mittleren) nach unten noch in der Dotterkugel zusammen. Erst bei der folgenden Teilung werden im Bereich der Keimscheibe vollkommen abgetrennte Zellen gebildet. Schon bei dem 16-zelligen Stadium kommen individuelle Verschiedenheiten im Verlauf der Furchungslinien vor, und noch mehr ist dies bei den folgenden Stadien der Fall.

Die Furchungshöhle erscheint zwischen den abgefurchten Zellen einerseits und den großen Dotterzellen andererseits (Fig. 129). Da aber nur wenige Furchen durch die ganze Dottermasse ganz hindurchgeschnitten haben, so hängen mit den großen Dotterzellen an ihrer Oberfläche noch einige kleinere Zellen zusammen [1]). Bei der Teilung

Fig. 128.

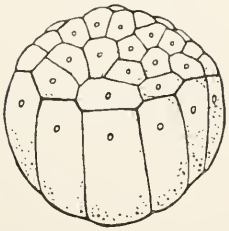
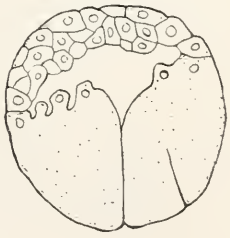


Fig. 128. Ein Furchungsstadium des Sterlet (Acipenser ruthenus). Nach Salensky.

Fig. 129. Längsschnitt durch ein ähnliches Stadium des Sterlet. Die Furchungshöhle ist schon vorhanden. Nach Salensky.

Fig. 129.



dieser Zellen werden einige freie Blastodermzellen gebildet, welche sich nach dem äußeren Rande der Furchungshöhle begeben und an die anderen abgefurchten Zellen anschließen. Im weiteren Verlauf der Furchung werden dann die wenigen großen Dotterzellen in zahlreiche große Blastomeren zerlegt.

Das Blastulastadium ist daher demjenigen der Amphibien sehr ähnlich (vergl. Fig. 11). Das Dach der geräumigen Furchungshöhle wird durch eine mehrere Zellen tiefe Schicht kleiner Zellen gebildet: am Rande der kleinzelligen Scheibe trifft man mittelgroße Zellen, welche zu den großen Zellen des Dotters überleiten. Das Dach der Furchungshöhle nimmt nach dem Rand hin an Dicke zu; ganz be-

1) Die Kerne der großen Dotterzellen und die Kerne dieser kleineren Zellen entsprechen den Periblastkernen der discoidalen Furchung, z. B. der Teleosteer.

sonders verdickt erscheint eine Stelle des Randes, welche den Ort der beginnenden Gastrulation bezeichnet.

Die Gastrulation verläuft in ganz ähnlicher Weise wie bei den Amphibien. Die Einstülpung beginnt am Uebergang der mittelgroßen und der großen Zellen oberhalb des Aequators des Eies; es bildet sich hier eine Rinne, entsprechend der Rusconi'schen Rinne des

Fig. 130.

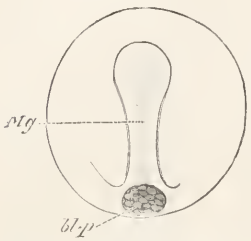


Fig. 131.

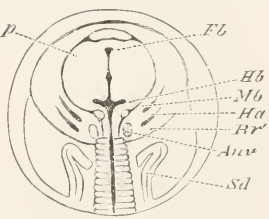


Fig. 130 und Fig. 131. Embryonen von Acipenser ruthenus. (Nach Salensky aus Balfour.) — Fig. 129 zeigt die Medullarplatte, die Medullarrinne (*Mg*) und den Dotterpfropf (*bl.p*). — Fig. 131 stellt den Kopfteil eines beträchtlich älteren Embryo dar. — *cp* Kopfanlage, *Fb* Höhle des Vorderhirns, *Hb* Höhle des Hinterhirns, *Mb* Kieferbogen, *Ha* Hyoidbogen, *Br'* erster Kiemenbogen, *Auv* Ohrbläschen, *Sd* Vornierengang.

Frosches, welche erst halbmondförmig ist und dann im weiteren Verlauf der Gastrulation zu einem Kreise sich schließt. Der Kreis verengt sich allmählich (Fig. 130), der Dotterpfropf wird eingezogen und der Blastoporus verschwindet.

Das über der Gastralhöhle liegende Ektoderm verdickt sich und stellt die Medullarplatte dar. Die eingestülpte Schicht, welche darunter liegt und die Decke der Gastralhöhle bildet, differenzirt sich in ein stark pigmentirtes Darmepithel (Enteroderm) und in das Mesoderm. Das letztere gliedert sich in die Ursegmente und die Seitenplatten, wobei zwischen beiden der Vornierengang sich abtrennt (Fig. 132). Unterdessen hat sich die Medullarplatte eingefaltet; in ähnlicher Weise wie bei den Amphibien erheben sich am Rande der Platte die Medullar-

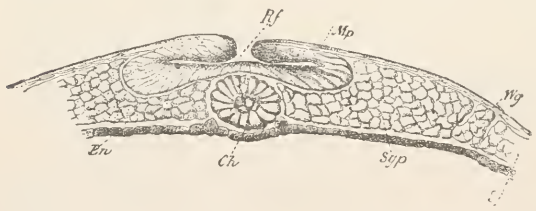


Fig. 132. Querschnitt durch den vorderen Rumpfteil eines Embryo, welcher etwas älter als Fig. 130 und jünger als Fig. 131 war. (Nach Salensky.) — *Rf* Medullarrohr, *Mp* Medullarplatte, *Ch* Chorda, *En* Darmepithel (Enteroderm), *Syp* Ursegment, *Wg* Vornierengang, *Sp* Seitenplatten.

wülste (Fig. 130) und führen, wenn sie zusammentreffen, den Abschluß des Medullarrohres herbei (Fig. 132).

Am Hinterende des Medullarrohres entsteht der Canalis neurentericus, welcher aus dem vordersten Teile des Blastoporus hervorgeht (Dean). Am unteren Ende des Canalis neurentericus zeigt das Darmrohr eine Erweiterung, die der Kupffer'schen Blase der Teleosteer homolog ist (Fig. 133 *en*).

Der Kopfteil des Embryos hebt sich nur langsam aus der Fläche des Blastoderms hervor; die Anlage des Kopfteiles ist daher anfangs sehr flach und breit (Fig. 131). Das Herz erscheint am Vorderende des Kopfes, wie dies auch bei manchen Knochenfischen der Fall ist.

Das Ausschlüpfen der Embryonen erfolgt beim Stör am 3. oder 4. Tage, beim Sterlet am 9.—12. Tage. Die Larven des Störes sind beim Ausschlüpfen ungefähr 10 mm lang, diejenigen des Sterlets nicht ganz 7 mm. Die Larven haben zu dieser Zeit noch einen großen und fast kugeligen Dottersack; der Kopf ruht noch auf dem

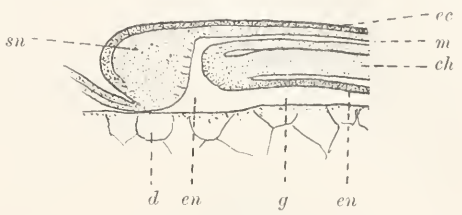


Fig. 133. Medianschnitt des Hinterendes eines 58 Stunden alten Embryo von Acipenser sturio. Der Blastoporus ist geschlossen und der Schwanzknopf gebildet. *ch* Chorda, *cn* Erweiterung der Gastralhöhle unter dem Canalis neurentericus, *d* Dotterzellen, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm (Darmepithel), *g* Gastralhöhle, *m* Medullarrohr, *sn* Schwanzknopf. (Nach Dean.)

Dotter auf und zeigt seitlich 5 Kiemenspalten, von welchen die 1. dem Spritzloch entspricht. An der Vorderseite des Dottersackes liegt das Herz, zu welchem das Blut (aus der Subintestinalvene?) durch die zahlreichen Gefäße des Dottersackes (Venae vitellinae) heranströmt.

Wenn die Larven einige Tage alt sind, haben sie große Aehnlichkeit mit den Larven von Amia und Lepidosteus (Fig. 139 u. 143); aber der Kiemendeckel ist bedeutend kleiner und läßt am Rande die Kiemenblättchen sichtbar hervortreten (Fig. 134). Der ventrale Teil der 1. Kiemenspalte (Hyomandibularspalte) schließt sich, der dorsale Teil bleibt einige Zeit als Spritzloch erhalten (Fig. 134). — An der Unterseite des Kopfes vor dem Munde findet man jederseits 2 Wülste, welche zu den Barteln werden (Fig. 134). An dieser Stelle bemerkte

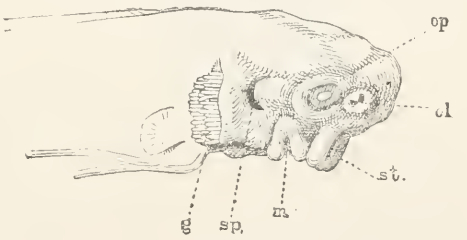


Fig. 134. Kopf einer Larve von Acipenser ruthenus von 11 mm Länge. (Nach Balfour.) *op* Auge, *ol* Nasengrube, *st* Anlagen der Barteln, *m* Mund, *sp* Spritzloch, *g* Kiemen.

man bei einem etwas jüngeren Stadium eine durch besondere Pigmentirung bezeichnete seichte Grube, welche der Saugscheibe von Lepidosteus und Amia entspricht (Ehrenbaum). — Die Spitze des Kopfes wächst allmählich vor und bildet die lange Schnauze.

Aus dem medianen Flossensaume, welcher bei den ausschlüpfenden Larven continuirlich ist, bilden sich die unpaaren Flossen aus, wobei das Ende der Chorda sich ein wenig aufwärts krümmt, so daß die Schwanzflosse die bekannte heterocerke Gestalt erhält. — Von der Vorniere der Larven wird später die Rede sein (p. 167).

Von besonderem Interesse ist die Thatsache, daß die Larven Zähnchen am Mundrande haben, während das erwachsene Tier zahnlos ist. Die Zähnchen wurden von Knock beim Sterlet, von Ehrenbaum beim Stör gefunden; sie haben einige Aehnlichkeit mit Haifischzähnen, indem sie eine breite Basis und eine längliche scharfe Spitze besitzen; sie scheinen nicht zu verkalken.

Mollier hat beim Stör die Entstehung der Extremitäten verfolgt. Sowohl bei der Bildung der vorderen wie der hinteren Extremität wirken drei Vorgänge zusammen, erstens eine faltenförmige Erhebung des Ektoderms, zweitens eine unter der Ektodermfalte sich ausbreitende Wucherung des Mesenchyms, welches von der Somatopleura stammt, und drittens das Einwachsen der Fortsätze der Ursegmente. Jeder Fortsatz eines Ursegments giebt 2 Knospen den Ursprung, von welchen die eine an der dorsalen Wand, die andere an der ventralen Wand der Extremitätenanlage vorwächst. An die vordere Extremität treten die Fortsätze von 5 Ursegmenten (6. bis 10. Ursegment) heran, und sind folglich 5 dorsale und 5 ventrale Knospen vorhanden; diese Knospen wandeln sich in Musculatur um, während im übrigen die Fortsätze der Ursegmente sich auflösen, d. h. zu Mesenchym werden. Zwischen den dorsalen und den ventralen Knospen wird die Anlage des Skelets bemerklich, nämlich eine plattenförmige Verdichtung des Mesenchyms, welche entsprechend der Fünfzahl der Knospen distalwärts in 5 Fortsätze ausläuft; die erste Anlage des Skelets zeigt also eine Basalplatte und 5 Strahlen. Die Muskelknospen zerfallen nun in feinere Bündel und bilden dorsal und ventral von der Skeletanlage eine continuirliche Muskelschicht. — In die Anlage der hinteren Extremität treten die Fortsätze von 9 Ursegmenten ein (26.—34. Ursegment). Demgemäß werden auch die dorsalen und ventralen Knospen in der Neunzahl gebildet, und zeigt die zwischen ihnen entstehende Skeletanlage 9 Strahlen. Im Vorknorpelstadium sind diese Strahlen durch ein einheitliches Basalstück verbunden, setzen sich aber als dichtere Gewebsstreifen in das Basalstück fort. Bei der Knorpelbildung bleibt der vordere Teil der Basalplatte ein einheitliches Stück, während der hintere Teil derselben entsprechend den hinteren Strahlen in mehrere Stücke zerfällt.

Die Entwickelung von Amia calva.

Im Jahre 1887 entdeckte C. O. Whitman die Nester und Eier von Amia calva im Pewaukee-See in Wisconsin, und seitdem haben auch mehrere andere Forscher ebenda und in anderen Seen Nordamerikas die die Eier gesammelt. Fülleborn (1894), Dean (1896), Whitman and Eycleshymer (1896) haben das Nest und die Eiablage beschrieben. Der Fisch laicht im April und Mai, meist in der zweiten Hälfte des April oder Anfang Mai. Es wird auf dem Grunde des Gewässers eine Art Nest angelegt, an einer Stelle, welche nicht tief ist (etwa 0,5 m) und von der Sonne erwärmt wird (Whitman und Eycleshymer). Im Pewaukee-See und im Fowler-See giebt es streckenweise am Ufer zahlreiche Kanäle, die zwischen kleinen Inseln sich hindurchwinden und in denen der Fisch mit Vorliebe das Nest anlegt (Fülleborn). Dasselbe befindet sich zwischen Wasserpflanzen, ist rund und hat 50—60 cm im Durchmesser; bei schlammigem Grund ist der Boden an der Stelle des Nestes vertieft, so daß das Nest eine flache Grube darstellt. Die Herstellung des Nestes und die Eiablage sind nicht beobachtet worden. Zur Fortpflanzungszeit sieht man häufig ein Weibchen von zwei oder mehr Männchen begleitet[1]). Es findet ein Kampf zwischen den Männchen statt,

1) Das Männchen von Amia calva ist leicht kenntlich an einem schwarzen Fleck am oberen Teil der Schwanzflosse; der Fleck ist umgeben von einem orangefarbigen Ring, dessen Farbe zur Laichzeit lebhaft hervortritt (Fülleborn, Whitman und Eycleshymer).

und der Sieger begiebt sich mit dem Weibchen zum Nest, wobei er das Weibchen so heftig beißt, daß Schuppen abgerissen werden (Whitman und Eycleshymer). Nach der Eiablage bleibt das Männchen auf dem Nest, bis die Jungen das Nest verlassen. Die Eier sind über der Zona radiata mit einer klebrigen Schicht umkleidet, so daß sie sich anheften, meistens an Wurzelfäserchen und andere Pflanzenteile, die im Nest oder am Nest hervorstehen. Dean meint, daß die Zahl der Eier ungefähr eine Million erreichen kann.

Das Ei ist länglich und mißt (mit der Eihaut) im längeren Durchmesser 2,5—3 mm, im kürzeren 2—2,5 mm. Der Dotter ist von dunkler, graubrauner Farbe, und an dem einen Pol des Eies befindet

Fig. 135.

Fig. 136.

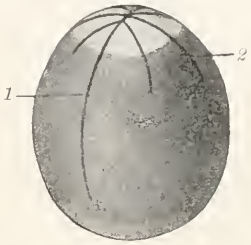


Fig. 137.

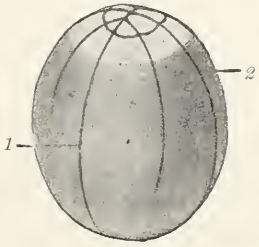


Fig. 138.

Fig. 135—138. 4 Furchungsstadien von Amia calva. (Nach Whitman und Eycleshymer.)

sich eine Keimscheibe von gelblichbrauner Farbe. Ich nenne diesen Pol den oberen Pol. Ueber der Keimscheibe befindet sich in der Eihaut die Mikropyle.

Die Furchung von Amia leitet von der totalen inäqualen Furchung, wie wir sie bei Acipenser gesehen haben (Fig. 128), zu der meroblastischen Furchung über, wie sie bei Lepidosteus sich findet (Fig. 140).

Die erste Furche beginnt auf der Mitte der Keimscheibe und schreitet langsam an der Peripherie des Eies nach dem anderen Pole hin fort, während auf der Keimscheibe die neuen Furchen erscheinen. Die zweite Furche tritt rechtwinklig zur ersten auf der Keimscheibe auf und breitet sich ebenfalls langsam über das Ei aus (Fig. 135). Die beiden ersten Furchen teilen die Keimscheibe in 4 Quadranten, und die Furchen der nächsten (dritten) Teilung teilen diese Quadranten und setzen sich gleichfalls um das Ei herum fort (Fig. 136). Bei der vierten Teilung wird jedes Blastomer in ein inneres und ein äußeres Blastomer zerlegt, so daß 8 centrale Blastomeren entstehen und 8 periphere; um diese Zeit sind die zwei ersten Furchen bis zum unteren Pole des Eies vorgedrungen (137). Nur bei der ersten,

zweiten und dritten Teilung ist die Teilungskraft so groß, daß die Furchen allmählich durch die ganze Dottermasse hindurchschneiden: es wird also die Dottermasse nur in acht Stücke zerlegt; bei der vierten Trennung, von welcher eben die Rede war, schneiden die Furchen nur durch die Keimscheibe hindurch, und auch die weitere Furchung verläuft wie bei einem meroblastischen Ei.

Bei der fünften Teilung stehen die Spindeln in den äußeren 8 Zellen horizontal, in den inneren 8 Zellen vertikal oder schief: so werden die 8 äußeren Zellen durch radiär gehende Furchen in 16 Zellen zerlegt (die freilich am Außenrande paarweise verbunden bleiben), während die 8 inneren Zellen in obere und untere Zellen sich teilen: die oberen Zellen sind nun ganz vom Dotter getrennt, während die unteren mit dem Dotter in Verbindung bleiben[1]). Das nächste Furchungsstadium ist in Fig. 138 im Oberflächenbild zu sehen: bei der eben vollzogenen Teilung haben die Randzellen sich mit meridional stehender Spindel geteilt und so der Masse der inneren Zellen eine neue Reihe hinzugefügt.

Im weiteren Verlauf der Furchung geben die Randzellen noch mehrmals Zellen an das Blastoderm ab; aber später findet in den Dotterzellen nur noch Kernteilung ohne Zellteilung statt, so daß zur Zeit der Gastrulation die Dotterzellen meist mehrere Kerne enthalten.

Die Furchung verläuft normal bei jeder Stellung des Eies, mag das Ei vertikal gestellt sein oder horizontal oder verkehrt (Dean, Whitman und Eycleshymer). — Was die Zeit betrifft, erscheint die erste Furche etwa $1^1/_2$ Stunden nach der Befurchung, die weiteren Furchen treten ungefähr von Stunde zu Stunde auf; das Blastulastadium wird ungefähr in der 15. Stunde erreicht.

Wenn die Furchung sich ihrem Ende nähert, schließen sich die obersten Zellen zu einen flachen Epithel an einander und bilden so die Deckschicht; diese Zellenlage ist bekanntlich auch bei Knochenfischen vorhanden und entspricht nur dem Stratum corneum der Epidermis. — Am Ende der Furchung verändert das Blastoderm seine Form, indem es sich über die Dotterzellen auszubreiten beginnt (Sobotta 1896). Es tritt dann in dem Blastoderm ein feiner Spalt auf, welcher die untersten Lagen der Blastodermzellen von den übrigen trennt. Dieser Spalt ist die Furchungshöhle, und derjenige Teil des Blastoderms, welcher über der Furchungshöhle sich befindet, repräsentirt den animalen Teil der Blastula. — Nun folgt die Gastrulation. Sie beginnt am Rande des Blastoderms (d. h. an der Grenze zwischen den kleinen Zellen und den großen Dotterzellen), indem an einer Stelle des Randes eine scharfe Trennungslinie zwischen dem Blastoderm und den großen Dotterzellen erscheint und eine feine Spalte eindringt. Wie beim Froschei bezeichnet diejenige Stelle, an der die Gastrulation beginnt, die Dorsalseite des entstehenden Embryos; es setzt sich der Gastrulationsproceß von da allmählich ventralwärts um den ganzen Rand des Blastoderms herum fort. Indem die Gastrulationsspalte an

1) Die unteren Zellen werden an der Oberfläche des Blastoderms nur teilweise oder gar nicht sichtbar. So erklärt sich der Befund von H. Virchow: „Das nächstfolgende (32-zellige) Stadium läßt bei der Oberflächenbetrachtung Regelmäßigkeit in der Anordnung und Zahl der proximalen Stücke nicht mehr erkennen, vielmehr kommen Fälle vor, in welchen die Zahl von acht Teilstücken gar nicht oder nur wenig überschritten wird; wohl aber ist die Zahl und Lage der radiären Randfurchen noch regelmäßig und fanden sich 16 Randstücke vor."

der Dorsalseite des Embryos tiefer wird, nach vorn vordringt und vorn sich erweitert, bildet sie die Gastralhöhle. Die dorsale Urdarmwand wird wie bei den Teleosteern von der sogenannten unteren Schichte, also der eingestülpten Schichte gebildet. An diese untere Schicht schliessen sich alle die Blastodermzellen an, welche im Blastulastadium zwischen der Furchungshöhle und den großen Dotterzellen gelegen waren. Diese Zellen begeben sich also am Boden der Furchungshöhle peripherwärts nach dem Rand des Blastoderms hin. Gleichzeitig wächst das Blastoderm über den Dotter herunter, d. h. es schreitet die Umwachsung des Dotters weiter fort. Währenddessen kommt die spaltartige Furchungshöhle allmählich zum Verschwinden. Wenn die Umwachsung ihrem Ende sich nähert, geht eine Fortsetzung der Gastralhöhle unter dem seitlichen Blastoporusrand bis zur ventralen Blastoporuslippe (Fig. 138 bis), ebenso wie bei den Amphibien.

Die Zellen des Ektoderms sind die kleinsten; die Zellen der unteren Schicht sind größer und zur Zeit der Gastrulation noch stark mit Dotterkörnchen beladen. Die untere Schicht bildet das Mesoderm, die Chorda und das Enteroderm (Darmepithel); das letztere entsteht aus der untersten Zellenlage der unteren Schicht, und seine Zellen enthalten grobe Dotterkörner ebenso wie die Zellen, welche im Blastulastadium am Boden der Furchungshöhle lagen (Sobotta 1896).

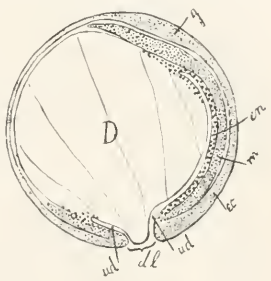


Fig. 138 bis. Gastrula von Amia calva. (Nach Sobotta.) *dl* Dotterpfropf, *D* große Dotterzellen, *ec* Ektoderm, *en* Enteroderm, *g* Gehirnteil der Medullarplatte, *m* Mesoderm, *ud* Gastralhöhle.

Während der Umwachsung des Dotters wird die Anlage des Embryo auf dem Blastoderm bemerkbar; das Aussehen des Embryo ist ähnlich wie bei Lepidosteus und bei Knochenfischen. — Die Anlage des Kopfes des Embryo ist anfangs flach und breit wie bei Acipenser (vergl. Fig. 131) und hebt sich nur langsam aus der Fläche des Blastoderms hervor.

Das Medullarrohr wird solid angelegt ebenso wie bei den Knochenfischen. Demgemäß fehlt auch der Canalis neurentericus (Dean). — Der Blastoporus schließt sich und verschwindet ebenso wie bei Knochenfischen.

Whitman und Eycleshymer untersuchten, ob die Medianebene des entstehenden Embryos der Richtung der ersten Furche entspricht. Eine solche Beziehung besteht nicht. Die Richtung des Embryos bildete etwa in der Hälfte der Fälle mit der ersten Furchungsebene einen Winkel von 0—44°, in den übrigen Fällen einen Winkel von 45—90°.

Die Entwickelung der Larven wurde von Dean beschrieben. Am 8.—9. Tage schlüpften die Embryonen aus; sie sind 5—6 mm lang und haben dasselbe Aussehen wie die ausschlüpfenden Larven von Lepidosteus und Acipenser. Des großen Dottersackes wegen können sie nicht schwimmen und heften sich mittelst der Saugscheibe irgendwo an; die Saugscheibe ist unmittelbar vor dem Mund gelegen und deutlich zweiteilig. Die Augen sind zu dieser Zeit noch nicht pig-

mentirt, und die Bildung der Linse ist noch nicht beendet. Fünf Kiemenspalten sind erkennbar. Die Anlage der Brustflosse wird eben erst bemerklich. — In den nächsten Tagen wächst die Brustflosse in die Höhe. Gleichzeitig bildet sich der Kiemendeckel und überwächst die Kiemenspalten (Fig. 139). Der Kopf des Embryos hebt sich deutlicher vom Dotter ab; unter der Kiemengegend wird an der vorderen

Fig. 139. Larve von Amia calva, 4 Tage alt, 10 mm lang. (Nach Allis.) *s* Saugscheibe, *kd* Kiemendeckel, *bf* Brustflosse.

Fläche des Dottersacks das schlauchförmige Herz sichtbar. Der Dottersack, welcher bisher kugelig war, nimmt bei zunehmender Verkleinerung eine längliche Form an und wird allmählich in den Bauch des Embryos aufgenommen. Die Saugscheibe beginnt der Rückbildung zu verfallen.

Etwa 8 Tage nach dem Ausschlüpfen sind die Larven in der Körperform Kaulquappen ähnlich, unterscheiden sich aber von solchen durch den großen Kiemendeckel und die ziemlich großen Brustflossen. Die Larven können nun schwimmen und drängen sich um das Männchen, welches bis dahin im Nest Wache gehalten hat und bald in Begleitung der Jungen das Nest verläßt. Die Jungen bleiben bei dem Männchen mindestens einige Wochen, wahrscheinlich sogar mehrere Monate lang.

Unterdessen nehmen die Larven die Form des ausgebildeten Tieres an. Die Saugscheibe verschwindet, und mit der Ausbildung des Knorpelcraniums nimmt der Kopf die definitive Form an. Der Anus erscheint, die Bauchflossen wachsen allmählich hervor, und die segmentale Musculatur wird am Körper und am Schwanz breiter, wobei der Schwanz das Aussehen eines Kaulquappenschwanzes verliert und ein Fischschwanz wird. In der vierten Woche nach dem Ausschlüpfen ist das Ende des Schwanzes heterocerk wie bei einem Haifisch [1]), und in der fünften Woche nimmt es durch starke Ausbildung der ventralen Flossenstrahlen die abgerundete Form an; zu dieser Zeit sind auch die lange Rückenflosse und die Analflosse schon vorhanden. — Fülleborn berichtet, daß die jungen Amia ebenso wie die alten von Zeit zu Zeit an die Oberfläche des Wassers kommen, um Luft zu schnappen.

Dean hat auch über die Entwickelung einiger Organe Mitteilung gemacht. Die Schwimmblase entsteht durch eine dorsale Ausstülpung der Schlundwand; sie hat anfangs die Form einer Rinne, welche caudal-

1) Auch bei Knochenfischen, z. B. beim Hecht, giebt es bekanntlich ein Stadium, in welchem der Schwanz heterocerk wird.

wärts verbreitert und deutlich zweiteilig ist: es scheint, daß die Rinne durch Abschnürung vom caudalen Ende her sich vom Schlunde abschnürt, worauf der caudale Teil zur Schwimmblase sich ausdehnt, der vordere Teil den Luftgang bildet. — Der After entsteht ungefähr gleichzeitig mit dem Mund; es ist bei seiner Bildung eine kleine Einstülpung des Ektoderms beteiligt (Proctodaeum). — Die Leber wird in ähnlicher Weise wie bei den Teleosteern gebildet, aber die Anlage ist hohl, während sie bei den Teleosteern solid ist; an der Stelle der Leberanlage geht das Lumen des Darmes bis auf den Dotter herab.

Dean hat ferner die Entwickelung des Gehirns beschrieben. Am Mittelhirn und Kleinhirn entwickelt sich die Decke zu beträchtlicher Dicke, während am Vorderhirn und Zwischenhirn die Decke schwach bleibt. Die Entwickelung geht also in derselben Richtung wie beim Gehirn der Knochenfische.

Von den Hautsinnesorganen der Larve und ihrer Umgestaltung während der weiteren Entwickelung hat Allis (1889) eine ausführliche Beschreibung gegeben. Indem Reihen von Sinnesorganen einsinken, bilden sich die tiefliegenden Kanäle, welche in die Hautknochen eingelagert werden. Die hauptsächlichsten Kanäle sind: Der Infraorbitalkanal, welcher unter dem Auge verläuft und nach hinten in den Kanal der Seitenlinie übergeht, ferner der Supraorbitalkanal, welcher über dem Auge liegt, und der Operculomandibularkanal, welcher über den Kiemendeckel und den Unterkiefer geht (s. Fig. 139). Die Infraorbitalkanäle sind an der Schnauze durch eine quere Commissur verbunden, welche unter den Nasenlöchern und über der Saugscheibe verläuft. Am Nacken befindet sich eine quere Commissur, welche die Seitenlinien verbindet (Supratemporal-Commissur). Die Umgestaltungen dieser Kanäle und ihrer Ausführungsgänge sind sehr complicirt und können hier nicht beschrieben werden.

Ausser den Sinnesorganen der Kanäle giebt es noch andere ähnliche Sinnesorgane, welche in einzelnen kleinen Gruben liegen, die in Reihen angeordnet sind (Sinnesgruben, pit-organs); am Kopf giebt es mehrere solcher Reihen; ferner findet man kleine Reihen auf den einzelnen Segmenten an der Seitenlinie. — Ausserdem bilden sich zahlreiche oberflächliche Sinnesorgane (Terminalknospen Merkel's); sie liegen besonders reichlich am Kopf, am Kiemendeckel und an der Kehle. Bei jungen Larven sind sie ähnlich wie die Sinnesorgane der Kanäle in Linien angeordnet, bei erwachsenen Exemplaren aber findet man sie in Gruppen oder Scharen am Kopf und in der Gegend des Kopfes zerstreut.

Die Entwickelung von Lepidosteus.

Der Knochenhecht (Lepidosteus osseus Ag.) laicht in den nordamerikanischen Seen im Juni. Die Laichstellen sind gewöhnlich flache (wenig über 40 cm tiefe) Buchten, deren Grund mit Wasserpflanzen bewachsen ist; im Black Lake findet das Laichen auf steinigem Grund statt. Zur Laichzeit trifft man Züge von 3—10 männlichen Tieren, die einem voranschwimmenden Weibchen folgen. Die Eier werden über Wasserpflanzen oder Steinen ausgestreut und kleben an der Unterlage an. Die Eihaut besitzt nur eine einzige Mikropyle[1]).

1) Die Eizelle ist umhüllt von einer Zona radiata, welche von feinen Poren durchbrochen ist; darüber liegt eine klebrige Schicht, welche nicht ganz so dick ist wie die Zona radiata; sie besteht aus aneinandergereihten zottenartigen Gebilden, welche von Balfour und Parker für chemisch umgewandelte Follikelzellen ge-

Die Eier von Lepidosteus osseus sind 3,5 mm groß und haben eine graue Farbe, oben mit einer helleren Keimscheibe. — Die Furchung ist partiell[1]) und steht der Furchung der Knochenfische sehr nahe. Die ersten Stadien der Furchung sind ganz ähnlich wie diejenigen von Amia calva (Fig. 135 und 136). Bei der folgenden Teilung entstehen 4 centrale Zellen und 12 periphere Zellen; dieses Stadium erinnert also an das entsprechende Stadium bei Acipenser und auch bei Knochenfischen (vergl. Fig. 149). Wenn die Furchung weiterschreitet,

Fig. 140 A. Fig. 140 B.

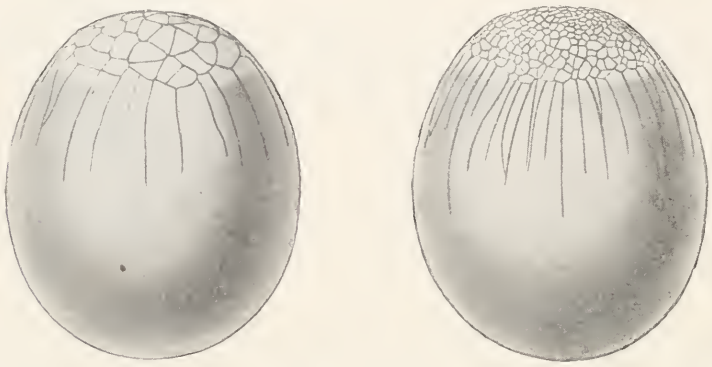


Fig. 140 A u. 140 B. 2 Furchungsstadien von Lepidosteus osseus. (Naeh Eycleshymer.) Fig. 140 A. 5 Stunden naeh der Befruehtung. Fig. 140 B. Späteres Stadium.

bleiben die Randzellen in Verbindung mit der Dotterkugel. Im Stadium der Fig. 140 A sieht man im Bereich der Keimscheibe einen Haufen von Blastomeren, welcher in der Mitte etwa 3 Zellen tief ist; außen bemerkt man die Reihe der Randzellen, welche peripherwärts in den Dotter übergehen. Ein etwas älteres Stadium zeigt zahlreiche Zellen in der Keimscheibe und eine vermehrte Zahl von Randzellen (Fig. 140 B).

Die Randzellen und die untersten Zellen der in Furchung begriffenen Keimscheibe teilen sich mehrmals in der Weise, daß die eine der Teilzellen eine freie Blastodermzelle wird, während die andere Teilzelle mit dem Dotter in Verbindung bleibt. Die mit dem Dotter verbundenen Zellen fließen dann zusammen und bilden einen Periblast wie bei den Knochenfischen. Im Blastulastadium findet man also in der obersten Schicht der Dotterkugel zahlreiche Kerne, die Periblastkerne.

halten wurden, aber naeh den neueren Angaben von Mark zu der Eihaut gehören; naeh Mark wird diese Sehieht früher als die Zona radiata gebildet und ist wie aueh diese ein Absonderungsproduet des Eies. — Naeh der Entdeekung von Mark ist eine Mikropyle vorhanden; die Eihaut senkt sieh triehterförmig ein, die Zona radiata und die klebrige Sehieht verdünnen sieh im Innern des Triehters und beide werden im Grunde desselben von einem feinen Kanal, der Mikropyle, durehbohrt. Während der Entwiekelung ist das Ei von einem einsehiehtigen Follikelepithel umhüllt, aber an der Stelle der Mikropyle wird dieses mehrsehiehtig (Mikropylenpfloek), und der untere Teil des Trichters ist von einer auffallend großen Zelle (Mikropylenzelle) erfüllt (Mark).

1) Ueber die Furehung von Lepidosteus osseus ist im Jahre 1899 eine Mitteilung von Eycleshymer ersehienen, welehe mit der früheren Darstellung von Dean im Wesentliehen übereinstimmt. Beide Autoren haben an lebenden und eonservirten Eiern beobaehtet, daß die ersten Furehen den unteren Pol des Eies nicht erreiehen, sondern nur bis ungefähr zum Aequator des Eies vorsehreiten. Naeh älteren Angaben von Balfour und Parker sowie von Beard sehien es, daß die ersten Furchen bis zum unteren Pol des Eies vordringen.

Im Blastulastadium ist eine flache Furchungshöhle vorhanden. Am Boden der Furchungshöhle liegt eine lockere Schicht von Zellen, die vom Dotter her abgefurcht sind (Dean). Die Gastrulation scheint ähnlich wie bei Knochenfischen zu erfolgen, doch wird eine niedrige Gastralhöhle gebildet, welche nicht nur längs der Dorsalseite der Gastrula sich erstreckt, sondern auch noch unter die ventrale Blastoporuslippe geht (Dean). Der Blastoporus schließt sich am 2. Tage. — Die Embryonalanlage wird ungefähr zur Zeit des Blastoporusschlusses

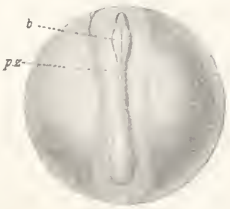


Fig. 141. Ei von Lepidosteus osseus am 3. Tage nach der Befruchtung. (Nach Balfour und Parker.) — Der Embryo ist 3,5 mm lang. — *b* Gehirnteil der Medullaranlage, *pz* Außenzone des Embryo (Gebiet der Seitenplatten).

an der Oberfläche sichtbar (Fig. 141). Die Medullarrinne tritt nur spurweise auf, da das Medullarrohr wie bei den Knochenfischen solid angelegt wird. Man sieht an dem Querschnitt Fig. 142, daß das Ektoderm aus 2 Zellenlagen besteht, von welchen die obere die Deckschicht ist, die bei Knochenfischen ebenso sich findet; die untere

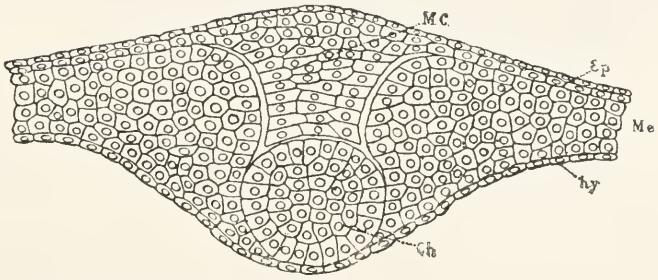


Fig. 142. Querschnitt durch den vorderen Rumpfteil des Embryo Fig. 141. (Nach Balfour und Parker.) *Mc* Medullarstrang, *Ep* Ektoderm, *Me* Mesoderm, *hy* Enteroderm, *Ch* Chorda.

Zellenlage des Ektoderms erzeugt den kielförmigen Medullarstrang, welcher sich später von dem Ektoderm abtrennt und das Medullarrohr bildet. Am Schwanzende fließen das Medullarrohr, die Chorda und das Enteroderm in einem Schwanzknopf zusammen wie bei den Knochenfischen.

Die Larven von Lepidosteus schlüpfen zwischen dem 7. und 9. Tage aus (Beard), bei heißem Wetter schon früher (Fülleborn). Sie sind zu dieser Zeit 9 mm lang und besitzen einige Aehnlichkeit mit Froschlarven. — Nach dem Ausschlüpfen haben die Fische noch einen großen Dottersack und können folglich nur mit Mühe schwimmen: sie heften sich mittelst der Saugscheibe irgendwo an, meist in der Nähe der Oberfläche des Wassers, manchmal an der Oberfläche des Wassers selbst (Mark, Fülleborn). Die Saugscheibe ist eine vor dem Munde gelegene rundliche Scheibe, auf welcher zahlreiche Papillen stehen (Fig. 143).

Die Larven haben einen continuirlichen Flossensaum, in welchem die Anlagen der einzelnen unpaaren Flossen sichtbar werden (Fig. 143).

Der Schwanz ist anfangs amphicerk, wird aber dann heterocerk, indem das Ende der Chorda sich nach oben biegt und die ventralen Strahlen der Schwanzflosse sich verlängern. — Am Hyoidbogen entsteht ein großer Kiemendeckel, welcher über die folgenden Kiemenbogen hinüberwächst (Fig. 143).

Die inneren Organe der Larve sind ähnlich wie bei Knochenfischen. Die Verbindung des Dottersackes mit dem Darmkanal findet durch einen dünnen Dottergang statt, welcher hinter dem Ausführungsgange der Leber in den Darm mündet. Beard berichtet, daß der Dotter bei Embryonen von 9—16 mm Länge zum Teil in den Darmkanal übertritt und hier resorbirt wird.

Wenn der Dottersack sich verkleinert hat, schwimmen die jungen Fische umher, gewöhnlich nahe an der Oberfläche des Wassers [1]). Sie nähren sich von Mückenlarven (Mosquitolarven), bis sie imstande sind,

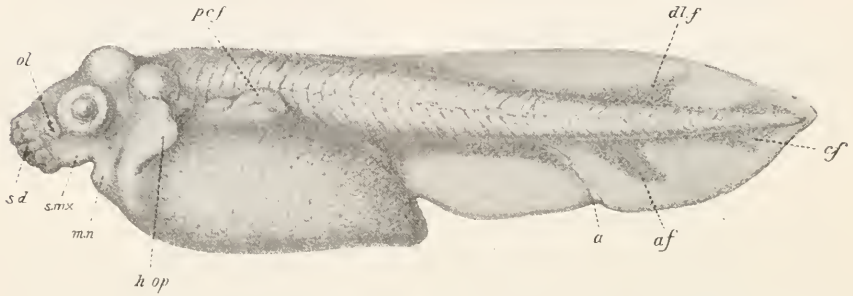


Fig. 143. Larve von Lepidosteus osseus, 11 mm lang. (Naeh Balfour und Parker.) *a* After, *af* Anlage der Analflosse, *cf* Schwanzflosse, *dlf* Anlage der Dorsalflosse (in dem continuirliehen Flossensaum), *hop* Kiemendeekel, *mn* Unterkiefer, *ol* Nasengrube, *pcf* Brustflosse, *sd* Saugseheibe, *smx* Oberkiefer.

junge Fische zu fressen (Mark). — Bei Larven von 23 mm Länge haben sich die Kiefer schon so verlängert, daß der Kopf die für Lepidosteus charakteristische Form angenommen hat; das Vorderende der Schnauze ist verdickt und trägt unten noch die Reste der Saugscheibe.

Die Vorniere der Ganoiden.

Jungersen beschrieb im Jahre 1894 die Vorniere von Amia calva. Er fand bei Larven von 10 mm Länge jederseits eine Vornierenkammer und einen Glomerulus an der medialen Wand zwischen den beiden Kammern. Jederseits beginnt der Vornierengang mit 2 flimmernden Trichtern, von denen der eine in der Vornierenkammer, der andere in der Leibeshöhle liegt. Der Vornierengang ist in seinem vorderen Teil stark geschlängelt. Wo die Urniere beginnt (16—17 Segmente hinter der Vornierenkammer),

1) Es ist wahrscheinlich, daß die Schwimmblase bei Lepidosteus eine respiratorisehe Funetion hat. Die Fisehe nehmen an der Oberfläehe des Wassers Luft ein und lassen an dem Kiemendeekel Luftblasen austreten. Analysen der austretenden Luft zeigten eine beträehtliehe Abnahme des Sauerstoffs und keine Zunahme der Kohlensäure. Mark sehließt aus dieser Beobaehtung, daß von den beiden Functionen der Lunge, der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, ursprünglieh nur die erstere diesem Organ zukam und die letztere von anderen Organen besorgt wurde.

verläuft der Vornierengang gerade gestreckt; die Urniere besteht zu dieser Zeit aus 16—17 segmentalen Kanälen, welche in den Urnierengang münden; sie beginnen jeweils in einem Malpighi'schen Körperchen, welches morphologisch als abgeschnürter Teil der Leibeshöhle aufgefaßt werden kann und mit dem Peritoneum durch einen Zellenstrang verbunden ist, der später hohl wird und dann mit flimmerndem Trichter in der Leibeshöhle beginnt. — Diese Beobachtungen von Jungersen wurden dann von Dean (1896) bestätigt und insofern erweitert, als Dean bei einer noch nicht ausgeschlüpften Larve jederseits 2 in der Leibeshöhle beginnende Trichter und noch die Spur eines dritten fand.

Jungersen gab auch eine neue Beschreibung der Vorniere des Störs (Acipenser sturio). Bei einer 21 mm langen Larve ist eine längliche Vornierenkammer vorhanden, welche in der Mitte durch einen langen Glomerulus geteilt wird; der Vornierengang nimmt seinen Ursprung jederseits mit 5 in der Vornierenkammer beginnnenden Trichtern und außerdem noch mit einem 6. Trichter, welcher vor der Vornierenkammer liegt und in der Leibeshöhle beginnt. Der Vornierengang geht zuerst ein wenig nach vorn, biegt nach hinten um, macht mehrere Windungen und geht dann in geradem Verlaufe durch die Urnierenanlage. Drei bis vier Segmente hinter dem letzten Vornierentrichter beginnen die Harnkanälchen der Urniere; sie sind anfangs streng segmental gelegen, gehen von Malpighi'schen Körperchen ans und besitzen, wenn völlig ausgebildet, flimmernde Peritonealtrichter. — Bei etwas älteren Embryonen vermindert sich die Zahl der Trichter der Vorniere, insbesondere schwindet der vorderste Trichter (welcher in der Leibeshöhle begann) und der erste der Trichter in der Vornierenkammer.

Beard berichtete über die Vorniere von Lepidosteus. Bei Larven des 7. Tages, welche noch nicht ausgeschlüpft sind, und bei Larven des 9. Tages ($7^1/_2$ mm lang), welche soeben ausgeschlüpft sind, zeigt der Pronephros jederseits 3 äußere Trichter, welche in der Leibeshöhle beginnen, und drei innere Trichter, welche in der Vornierenkammer beginnen: letztere ist als ein abgetrennter Teil der Leibeshöhle aufzufassen und enthält wie bei Amia einen Glomerulus. Nachher vermindert sich die Zahl der äußeren und der inneren Trichter; bei Larven von 11,5 mm Länge ist schon ein äußerer und ein innerer Trichter verschwunden.

Litteratur über die Entwickelung der Ganoiden.

Agassiz, A., *The development of Lepidosteus. Proceed. of the American Academy of Arts and Sciences, Vol. 13 und 14, 1878 und 1879.*

Allis, E. P., *The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva. Journ. Morphol., Vol. 2, 1889, p. 463—566, Taf. 30—42.*

— *The lateral sensory Canals of Polypterus bichir. Anat. Anz., Bd. 17, 1900, p. 433—451.*

Balfour, F. M., *Handbuch der vergl. Embryologie, Bd. 2, Jena 1881.*

Balfour, F. M. and **Parker, W. N.**, *On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1882, p. 359—442.*

Beard, J., *On the early development of Lepidosteus osseus. Proceedings of the Royal Soc., Vol. 46, 1889, p. 108—118.*

— *The Yolk-sac, Yolk and Merocytes in Scyllium and Lepidosteus. Anat. Anz., Bd. 12, 1896, p. 334—347.*

— *The Pronephros of Lepidosteus osseus. Anat. Anz., Bd. 10, 1895, p. 198—201.*

Bickford, Elizabeth, *The Hypophysis of the Calamoichthys calabaricus. Anat. Anz., Bd. 10, 1895, p. 465—470.*

Budgett, J. L., *On the Breeding-habits of some West-African Fishes, with an Account of the Devel. of Protopterus and a Description of the Larva of Polypterus lapradei. Transact. Zool. Soc. London, Vol. 16, 1901.*

Clemens, P., *Die äußeren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Bd. 5, Heft 1, 1894.*
Dean, Bashford, *Note on the Spawning Conditions of Sturgeon. Zool. Anz., 1893.*
— *The early development of Gar-Pike (Lepidosteus) and Sturgeon (Acipenser). Journ. Morphol. Vol. 11, 1895. p. 1—62, Taf. 1—4.*
— *The early development of Amia. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 38, 1896, p. 413—444. Taf. 30—32.*
— *On the early development of Ganoids. Compt. rend. 3. Congrès intern. Zool. Leyde 1895, p. 336—346.*
— *On the larval development of Amia calva. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst., Bd. 9, 1896, p. 639—672, Taf. 9—11.*
Ehrenbaum, Ernst., *Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische (Stör). Wiss. Meeresuntersuch., Bd. 1. Heft 1, Kiel und Leipzig 1894.*
Eycleshymer, A. C., *The cleavage of the egg of Lepidosteus osseus. Anat. Anz., Bd. 16, 1899, No. 21, p. 529—536.*
Eycleshymer, A. C. and **Davis, B. M.**, *The early development of the Epiphysis and Paraphysis in Amia. Journal of Comparative Neurology, Vol. 7, 1897, p. 45—70.*
Fülleborn, F., *Bericht über eine zur Untersuchung der Entwickelung von Lepidosteus und Necturus unternommene Reise nach Nordamerika. Sitzungsber. K. preuſs. Akad. Berlin, 1894, Bd. 40, p. 1057—1070.*
Gegenbaur, C., *Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus. Jenaische Zeitschr., Bd. 3, 1867.*
Hopkins, S., *On the Enteron of American Ganoids. Journal of Morphol. Vol. 11, Boston 1895.*
Jungersen, H. F. E., *Die Embryonalniere des Störs (Acipenser sturio). Zool. Anz. 16. Jahrg., 1893, p. 464—467; 469—472.*
— *Die Embryonalniere von Amia calva. Ibid., 17. Jahrg., 1894, p. 246—252.*
— *Ueber die Urogenitalorgane von Polypterus und Amia. Zool. Anz., Bd. 23, 1900. p. 328—334.*
Knock, *Beschreibung der Reise zur Wolga behufs der Sterletfruchtung. Bull. Soc. Nat. Moskau 1871.*
Kowalevsky, A., Owsjannikoff, Ph. und **Wagner, N.**, *Die Entwickelung der Störe. Vorl. Mitt. Mélanges biologiques du Bulletin de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. Vol. 7, 1870.*
Kupffer, C., *Mitt. zur Entwickelung des Kopfes bei Acipenser sturio. Sitzb. Ges. f. Morph. und Phys., München, 7, 1891, p. 107—124.*
— *Ueber die Entwickelung von Milz und Pankreas (beim Stör). Sitzb. d. Ges. f. Morph. und Phys., München, Bd. 7, 1891, p. 27—42.*
— *Studien zur vergl. Entwickelungsgeschichte. Heft 1. Die Entwickelung des Kopfes von Acipenser. München 1893.*
— *Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsg., Bd. 2, 1893.*
Mark, E. L., *Studies on Lepidosteus Part I. Bull. Mus. Comp. Zool. Harrard Coll., Cambridge U. S. A. Vol. 19, 1890, p. 1—127, Taf. 1—9. (Behandelt die Lebensverhältnisse der jungen Fische und hauptsächlich die Entstehung der Eimembranen).*
Mollier, S., *Die paarigen Flossen der Wirbeltiere. III. Entwickelung der Flossen des Störs. Anat. Hefte 1. Abt., Bd. 8, 1897, p. 3—71, Taf. 1—10.*
Müller, F. W., *Ueber die Entwickelung und morphol. Bedeutung der „Pseudobranchie" bei Lepidosteus osseus. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 49, 1897.*
Parker, W. K., *Development of the Skull in Lepidosteus osseus. Proc. Roy. Soc., 1882.*
— *On the Structure and Development of the Skull in Sturgeons. Ebenda.*
Prather, J. M., *The early stages in the development of the Hypophysis of Amia calva. Biological Bulletin, Boston U. S. A. 1900.*
Ryder, J. A., *The sturgeons and sturgeon industries. Bull. of the U. S. Fish Commission, Vol. 8, for 1880, Washington 1890.*
— *On the development of the common sturgeon (Acipenser sturio). Amer. Nat., Vol. 22. 1888.*
Salensky, W., *Zur Embryologie der Ganoiden. Befruchtung, Furchung und Skelettentwickelung beim Sterlet. Zool. Anat., Bd. 1, 1878.*
— *Recherches sur le développement du Sterlet (Acipenser ruthenus). Archives de Biologie, Bd. 2, 1882. (Furchung, Keimblätter, erste Organanlage).*
— *Entwickelung von Acipenser ruthenus. Part II. (Russisch) Mém. Soc. Naturalists Imp. Univ. Kasan, T. X, 1880. (Postembryonale Entwickelung und Entstehung der Organe.)*
Sobotta, J., *Die Gastrulation von Amia calva. Verhandl. anat. Ges., 1896, p. 108—111.*
Virchow, H., *Furchungsbilder von Amia calva. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1896, p. 31—42.*
Whitman, C. O., and **Eycleshymer, A. C.**, *The egg of Amia and its cleavage. Journ. Morphol., Vol. 12, Boston 1896. p. 309—354, Taf. 18 und 19.*

VI. CAPITEL.

Teleosteer.

Knochenfische.

Das Laichen.

Die Forelle (Trutta fario L.) und der Lachs (Trutta salar L.) laichen im November und Dezember. Sie wühlen am Grund eines Baches im Sand eine flache Grube, das Weibchen läßt die Eier in die Grube fallen, das Männchen spritzt das Sperma darüber, und dann bedecken sie die Eier mit Sand. Die Entwickelungsdauer bis zum Ausschlüpfen der Embryonen beträgt 3—4 Monate [1]).

Der Hecht (Esox lucius L.) laicht im April. Er streut die Eier an flachen, pflanzenbewachsenen Stellen der Teiche aus. Die Eier werden also nur vereinzelt gefunden. (Man verschafft sie sich besser durch künstliche Befruchtung.)

Der Barsch (Perca fluviatilis L.) legt seine Eier im Frühjahr (März bis Mai) ab; dieselben sind leicht kenntlich, da sie untereinander zu einer Fläche verbunden sind und eine netzartige Masse bilden, welche in der Nähe des Ufers um Wasserpflanzen geschlungen wird. Die Eier sind ziemlich durchsichtig.

Bei der Flußgrobbe (Cottus gobio), welche ebenfalls im Frühjahr laicht, werden die Eier in einem Loch zwischen Steinen abgelegt und hier von dem Männchen 4—5 Wochen lang bewacht.

Beim Stichling (Gasterosteus aculeatus L. und G. pungitius L.) und beim Seestichling (Spinachia vulgaris Flem.) baut das Männchen aus Pflanzenteilchen ein eigentümliches Nest, in welchem von dem Weibchen die Eier abgesetzt werden; das Männchen bewacht das Nest. Man findet die Eier vom April bis zum Juni [2]).

---

1) Wo sich Fischzuchtanstalten befinden, kann man gewöhnlich befruchtete Eier der Forelle und des Lachses käuflich erhalten. Diese großen Eier sind nicht durchsichtig und können daher nur gehärtet und conservirt zur Untersuchung dienen (Conservirung s. p. 2.); sie eignen sich besonders zur Anfertigung von Schnittserien. Die Eier der meisten anderen Knochenfische sind kleiner und einigermaßen durchsichtig. Besonders durchsichtig sind die Eier des Stichlings (Gasterosteus), ferner die schwimmenden Eier vieler Meeresfische. — Uebrigens ist die Beobachtung an durchsichtigen Eiern meist von geringem Wert, wenn sie nicht durch die Untersuchung von Schnittserien ergänzt wird.

2) Das Nest des Stichlings besteht aus Pflanzenteilen, welche durch Schleimfäden verbunden sind; die Schleimfäden werden in der Niere in Harnkanälchen gebildet (Möbius).

Der Bitterling (Rhodeus amarus Bl.) legt die Eier im die Kiemen von Muscheln (Anadonta und Unio). Wenn das Weibchen, welches eine Legeröhre besitzt, in eine Muschel Eier hineingebracht hat, entleert das Männchen das Sperma über derselben. Die Eier besitzen eine gelbe undurchsichtige Dottermasse von länglicher Gestalt.

Bei vielen marinen Fischen besitzt das Ei einen Oeltropfen, welcher dasselbe an der Oberfläche des Meeres schwimmend erhält. Solche schwimmende Eier haben z. B. die Heringe und die Schollen. Der Oeltropfen befindet sich nahe am vegetativen Pol (Fig. 145); dieser Pol ist also bei dem schwimmenden Ei nach oben gekehrt, die Keimscheibe nach unten.

Bei manchen Fischen werden die Eier von dem Männchen oder dem Weibchen umhergetragen [1]). Bei einem in Surinam lebenden Wels Aspredo laevis heftet das Weibchen die Eier an seinem Bauche und an der Unterseite der Flossen an. — Ein Büschelkiemer des Indischen Ozeans (Solenostoma) trägt die Eier in einer durch Verschmelzung der Bauchflossen mit der Körperwand entstandenen Tasche am Körper des Weibchens. — Bei anderen Büschelkiemern, bei dem Seepferdchen (Hippocampus antiquorum L.) und bei der Seenadel (Syngnathus acus L.) nimmt das Männchen die Eier auf und bringt sie an seiner Bauchseite in einen durch Hautfalten begrenzten Raum, eine Bruthöhle, in welcher die Embryonen einen großen Teil ihrer Entwickelung durchmachen.

Eine besondere Art der Brutpflege zeigen einige Fische der Gattungen Arius, Galeichthys, Tropheus und Tilapia, welche die Eier in der Mund- und Kiemenhöhle tragen. Gewöhnlich fällt diese Aufgabe dem Männchen zu, bei Tilapia beiden Geschlechtern, bei Tropheus Moorii dem Weibchen.

Nur bei sehr wenigen Knochenfischen findet die Befruchtung in dem Körper des Weibchens statt, nämlich bei denjenigen Arten, bei welchen die Eier in dem Ovarium sich entwickeln; es sind Fische der Gattungen Embiotoca, Poecilia und Zoarces. Die Entwickelung der jungen Fische im mütterlichen Körper ist bei Zoarces (Blennius) viviparus, (Aalmutter oder Aalquappe) am genauesten beobachtet worden (Rathke, Stuhlmann).

Zahl der Eier. Die meisten Eier werden von denjenigen Fischen erzeugt, welche ihre Eier an der Oberfläche des Meeres schwimmen lassen, da diese Eier der größten Vernichtung durch Feinde ausgesetzt sind. Es legt der Heilbutt über 3 Millionen, der Kabeljau über 9 Millionen Eier ab. Weit geringer ist die Zahl der Eier bei den Süßwasserfischen, so beim Hecht 100000 bis 600000 [2]), beim Barsch etwa 300000, beim Karpfen etwa ebensoviel, bei der Schleie etwa 70000, bei dem Lachs etwa 10000, bei der Forelle 1000—2000. Bei den Fischen mit höherer Brutpflege (z. B. Stichling, Seenadel, Seepferdchen) ist die Zahl der Eier bedeutend geringer.

Die Richtungskörper und die Befruchtung.

Wenn das Ei der Reife nahe ist, rückt das Keimbläschen an die Peripherie des Eies [3]). Die Membran des Keimbläschens löst sich

1) Eine Zusammenfassung der verschiedenen Arten der Brutpflege bei Fischen ist von Wiedersheim (Biolog. Centralblatt, Bd. 20, 1900) gegeben worden.

2) In dem Victoria Albert-Museum in South-Kensington sah ich einen Hecht von nahezu $1^1/_2$ m Länge, bei welchem die Zahl der Eier auf 595200 angegeben war.

3) Das Keimbläschen der Knochenfische besitzt zahlreiche Nucleolen (Fig. 3 auf p. 13).

auf, und die Chromosomen desselben treten in die Richtungsspindel ein. Es werden 2 Richtungskörper gebildet, wie Blanc und Behrens bei der Forelle, Böhm bei der Regenbogenforelle (Salmo irideus) beobachtet haben. Wenn die Eier abgelegt werden, enthalten sie die 1. Richtungsspindel (Fig. 144 I). Nach dem Eintreten der Besamung wird der 1. Richtungskörper abgeschnürt (Fig. 144 II). Die am unteren Pol der ersten Richtungsspindel zurückbleibende Gruppe von Chromosomen geht in die Bildung der zweiten Richtungsspindel ein. Fig. 144 III zeigt die Abschnürung des 2. Richtungskörpers, welche in der 2. Stunde nach der Besamung erfolgt. Zu dieser Zeit hat sich aus dem Kopf des Spermatozoons ein deutlicher Kern entwickelt, der männliche Vorkern; das Centrosoma, welches mit dem Kopf des Spermatozoons

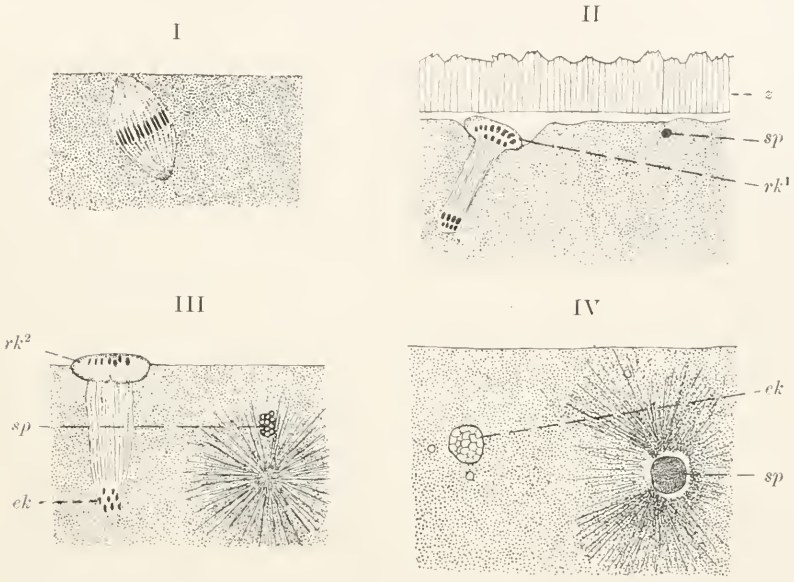


Fig. 144 I—IV. Die Bildung der Richtungskörper bei der Regenbogenforelle (Salmo irideus). (Nach Böhm.)

I. 1. Richtungsspindel, 20 Minuten nach der Besamung.

II. Austritt des 1. Richtungskörpers, 40 Minuten nach der Besamung; *z* Zona radiata (Eimembran), *sp* Spermatozoenkopf, *rk*¹ 1. Richtungskörper.

III. Austritt des 2. Richtungskörpers, 1 Stunde 20 Minuten nach der Besamung. *rk*² 2. Richtungskörper, *ek* Eikern (weiblicher Vorkern), *sp* Spermakern (männlicher Vorkern).

IV. Die beiden Vorkerne kurz vor der Vereinigung, 3 Stunden 40 Minuten nach der Besamung. Beide Vorkerne sind bedeutend größer geworden.

in das Ei eingedrungen ist, erzeugt neben dem männlichen Vorkern eine kräftige Strahlung (Fig. 144 III). Am unteren Pol der 2. Richtungsspindel entsteht der weibliche Vorkern; dieser nähert sich dann dem männlichen Vorkern. An letzterem teilt sich das Centrum der Strahlung (Fig. 144 IV); wenn dann die beiden Vorkerne zusammentreffen, legen sie sich aneinander, die Membranen der Kerne verschwinden und die beiden Centren der Strahlung bilden die Pole der 1. Furchungsspindel. Das Zusammentreffen der Kerne findet 5—7 Stunden nach

der Besamung statt und die 1. Furchungsteilung tritt etwa 10 Stunden nach der Besamung ein[1]).

Was die Zahl der Chromosomen betrifft, giebt Behrens an, daß bei der Forelle die 1. Richtungsspindel 12 Chromosomen enthält, die 2. Richtungsspindel ebenfalls 12, jede Tochterplatte derselben wieder 12. Die 1. Furchungsspindel hat folglich 24 Chromosomen, ebenso alle folgenden Mitosen.

Beinahe bei allen Knochenfischen findet die Besamung in der Weise statt, daß das Weibchen die Eier in das Wasser entleert und das Männchen sogleich darauf das Sperma ausspritzt. Die Spermatozoen müssen im Wasser schwimmend die Eizellen erreichen[2]). Wahrscheinlich werden die Spermatozoen durch irgend eine chemische Wirkung der Eizelle angezogen (Chemotaxis). Sie dringen dann in die Mikropyle des Eies ein (die Mikropyle des Lachseies wurde schon früher beschrieben und abgebildet, p. 16. Fig. 6). Gewöhnlich gelangt nur ein einziges Spermatozoon in das Ei. Sobald die Eihaut sich von dem Ei abgehoben hat, kann kein Spermatozoon mehr eindringen; die Abhebung der Eihaut erfolgt, wenn das Ei im Wasser liegt, bei befruchteten Eiern sehr rasch, findet aber auch bei unbefruchtet gebliebenen Eiern im Wasser nach einigen Minuten statt.

Künstliche Befruchtung. Bei den Knochenfischen ist die sog. künstliche Befruchtung leicht auszuführen. Durch sanftes Streichen des Bauches von vorn nach hinten kann man bei reifen Exemplaren die Geschlechtsprodukte entleeren. Man streicht die Eier aus dem Weibchen in ein Gefäß mit Wasser aus, fügt sofort, oder womöglich gleichzeitig das Sperma aus einem Männchen[3]) bei und rührt das Wasser langsam um. —

Da aber dabei oft viele Eier unbefruchtet bleiben, so ist die sog. trockene Methode vorzuziehen; man streicht zuerst den Rogen, dann das Sperma in leere Schüsseln ab und vermengt mittels einer Feder den Samen mit den Eiern; dann erst wird Wasser zugegossen.

Nach einer halben Stunde gießt man frisches Wasser zu und überträgt dann die Eier in einen Bruttrog, bei welchem eine reichliche Wasserzufuhr stattfindet. Wenn in Folge zu geringen Wasserwechsels die Eier nicht genug Sauerstoff erhalten, so steht die Entwickelung still und die Eier sterben nach einiger Zeit ab. — In den ersten Stunden nach der Befruchtung können die Eier in Kisten auf feuchtem Moos verpackt ohne Schaden transportirt werden, aber später sind Erschütterungen der Eier zu vermeiden.

Die Furchung der Knochenfische

und die Entstehung des Periblastes.

Zur Einführung dienen die im Litteraturverzeichnis genannten Publikationen von Agassiz und Whitman (1884), H. V. Wilson (1891), H. E. Ziegler (1896), Raffaele (1898), Kopsch (1901).

Das Ei der Knochenfische besteht aus einer kugeligen Dottermasse (Dotterkugel) und einer protoplasmatischen Schicht, welche die Dotter-

1) Bei kleineren Eiern oder bei höherer Temperatur spielen sich alle die genannten Vorgänge rascher ab; z. B. beobachtete Reighard bei Stizostedium vitreum die 1. Furchungsteilung schon 4 Stunden und 20 Minuten nach der Besamung.

2) Nur bei den wenigen Knochenfischen, welche lebendig gebärend sind, muß eine Begattung stattfinden, wie schon früher gesagt wurde (p. 170).

3) Die Fischer nennen die weiblichen Fische Rogener, die männlichen Milchner.

kugel umgiebt (Rindenschicht); am animalen Pole des Eies ist diese Schicht verdickt, und die so gebildete Scheibe heißt die Keimscheibe. Während der Richtungskörperbildung und während der Furchung zieht die Keimscheibe noch mehr protoplasmatische Teile an sich; es wächst also die Keimscheibe, während die Rindenschicht sich verdünnt und fast ganz verschwindet. — Die Befruchtung findet in der Keimscheibe statt. — Die Dotterkugel enthält sog. Oeltropfen, Kugeln einer als Nahrungsmaterial dienenden flüssigen Substanz. Es sind entweder zahlreiche Oeltropfen vorhanden, welche sich unter der Keimscheibe ansammeln (wie bei Forelle und Lachs Fig. 158), oder ein einziger Oeltropfen, welcher an dem der Keimscheibe gegenüber liegenden Pol gelegen ist (wie bei Fig. 145). Da die Oeltropfen specifisch leichter sind als Wasser, bedingen sie die Lage des Eies, und stellt sich derjenige Teil des Eies nach oben, welcher die Oeltropfen enthält. — Das Ei besitzt eine Eimembran, welche von feinen radiären Poren durchsetzt ist (Zona radiata). Die Membran hat für den Eintritt des Spermatozoons eine kleine Oeffnung, die Mikropyle (Fig. 6). Wenn das Ei in das Wasser kommt, hebt sich (wie schon gesagt) die Membran von dem Ei ab, indem Wasser durch Diffusion unter die Membran eindringt; der Raum zwischen dem Ei und der Eimembran heißt der perivitelline Raum[1]). — Die Eimembran wird von den meisten Autoren als Dotterhaut, von einigen als Chorion aufgefaßt (vergl. p. 15).

Die Furchung der Knochenfische ist stets eine partielle (meroblastische) nach dem discoidalen Typus. Sie hat sich phylogenetisch aus einer totalen inäqualen Furchung entwickelt, wie wir sie bei Petromyzonten, Ganoiden und Amphibien sehen. Am nächsten steht sie der Furchung mancher Ganoiden, insbesondere Lepidosteus. Die partielle Furchung ist die Folge des relativ sehr hohen Dottergehaltes des Eies. Die Furchung ist auf die Keimscheibe beschränkt.

Die erste Furche teilt die Keimscheibe in 2 Teile; man sieht in Fig. 145 A die Spindel der ersten Teilung; die Keimscheibe ist zu dieser Zeit hoch gewölbt, entsprechend dem allgemeinen Gesetz der Zellteilung, daß die Zellen kurz vor der Teilung sich möglichst der Kugelgestalt nähern. Bei Fig. 145 B ist die Teilung erfolgt und haben sich die neuen Kerne gebildet. Man beachte, daß die beiden Blastomeren

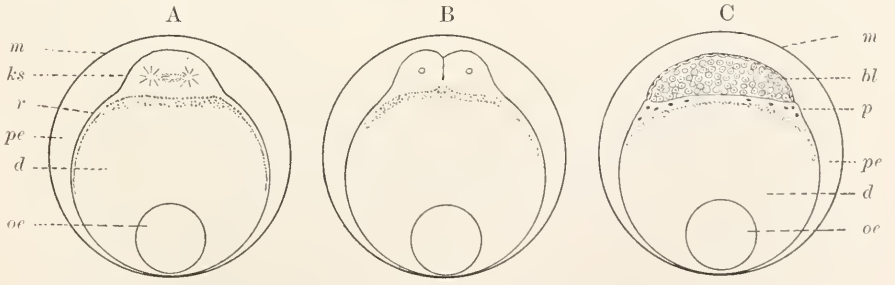


Fig. 145. Schemata der Furchung eines Knochenfisches. *m* Eimembran, *ks* Keimscheibe, *r* Rindenschicht, *pe* perivitelliner Raum, *d* Dotterkugel, *oe* Oelkugel, *bl* Blastoderm, *p* Periblast.

1) Die Flüssigkeit, welche den perivitellinen Raum erfüllt, ist nicht reines Wasser, sondern eine Lösung organischer Stoffe, welche nicht genauer bekannt sind. Bei Stizostedion vitreum Mitsch. hat Reighard beobachtet, daß das Ei in das eindringende Wasser Dottertropfen entleert.

an der Peripherie mit der Rindenschicht zusammenhängen. In der Ruhe flachen sich die Blastomeren ab, aber bei beginnender Teilung werden sie runder und setzen sich schärfer von der Rindenschicht ab.

Die weiteren Teilungen sind aus der Fig. 146—151 zu ersehen, welche die Keimscheibe eines Seebarsches (Serranus atrarius) darstellen. Fig. 146 zeigt das Zweizellenstadium mit den Spindeln der nächsten Teilung. Es entstehen 4 Zellen, dann 8 Zellen, wie Fig. 147 zeigt, dann 16 Zellen (Fig. 148 und 149). Es ist bemerkenswert, daß die Furchen bei der zweiten und dritten Teilung in der Weise einschneiden, daß die Blastomeren im 8-zelligen Stadium an ihrem inneren Ende

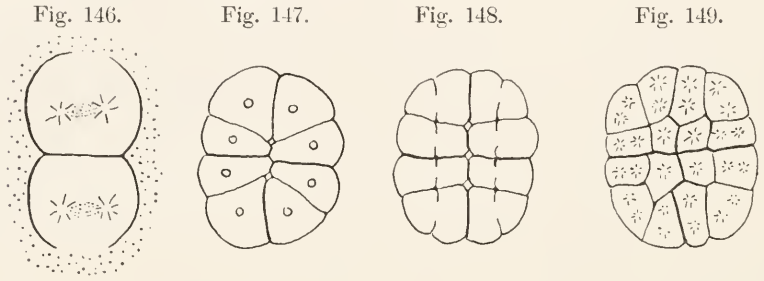


Fig. 146—149. Die Furchung auf der Keimscheibe von Serranus atrarius. (Nach H. V. Wilson 1891.)

vom Dotter abgetrennt sind; in Folge dessen findet man im 16-zelligen Stadium eine flache Spalte unter den Blastomeren, und hängen nur noch die randständigen Blastomeren mit der Dotterkugel zusammen (Fig. 150). Während bis dahin die Blastomeren in einer Schicht lagen, beginnt bei der nächsten Teilung die Mehrschichtigkeit, da die 4 inneren Zellen sich in verticaler Richtung teilen (Fig. 149 und 150). Fig. 151 zeigt einen Schnitt durch das 32-zellige Stadium, an welchem oberflächlich 28 Zellen zu sehen sind.

Man kann leicht beobachten, daß bei den besprochenen Teilungen die Spindeln sich meist in die Längsrichtung der Zellen einstellen.

Fig. 150 u. 151. Schnitte durch die in Furchung begriffene Keimscheibe von Serranus atrarius. (Nach H. V. Wilson 1891.) — Fig. 150 Schnitt durch das 16-zellige Stadium Fig. 149. — Fig. 151 Schnitt durch das 32-zellige Stadium.

Daraus erklärt sich insbesondere die verticale Teilung der 4 inneren Zellen des 16-zelligen Stadiums (Fig. 150). Da also die Richtung der Furchungen von entwickelungsphysiologischen Umständen abhängt, so ist es erklärlich, daß die Furchung nicht bei allen Knochenfischen ganz gleich verläuft. Bei manchen Knochenfischen finden verticale Teilungen schon im 8-zelligen Stadium statt, wie wir beim Lachs und bei der Forelle sehen werden.

Vom 32-zelligen Stadium ab läßt sich keine regelmäßige Anordnung der Blastomeren mehr verfolgen. Von besonderer Wichtigkeit ist aber das Verhalten der Randzellen. Wie schon gesagt wurde, stehen die Randzellen mit der Rindenschicht und mit dem Dotter in Verbindung (Fig. 150 und 151); von den Randzellen geht die Bildung des Periblastes aus[1]). Stellen wir uns diesen Vorgang in etwas schematischer Weise dar, wie ihn Fig. 152 zeigt. Man kann meridionale und latitudinale Teilungen der Randzellen unterscheiden; teilt sich der Kern in meridionaler

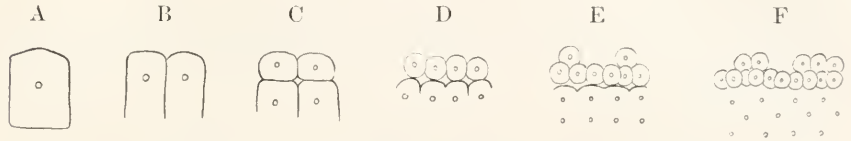


Fig. 152 A—F. Schema der Bildung des Periblastes bei Knochenfischen. Aus der Randzelle A gehen Blastodermzellen und Kerne des Periblastes hervor.

Richtung, wie bei Fig. 152 C, so entsteht eine Blastodermzelle, welche den übrigen Blastodermzellen sich anschließt, und eine Randzelle, welche mit dem Dotter in Verbindung bleibt; durch einen solchen Vorgang verliert die Randzelle einen Teil ihres Protoplasmas, und es steigt in ihr der relative Gehalt an deutoplasmatischen Bestandteilen. Wenn in Folge dessen die Ausbildung der Zellgrenzen bei den neuentstandenen Randzellen unvollkommen bleibt, so entsteht eine Reihe verschmolzener Zellen, welche die Masse der Blastomeren umgiebt. Die verschmolzenen Zellen bilden den Periblast, während man die Masse der anderen Zellen als das Blastoderm bezeichnet. Die Kerne des Periblastes vermehren sich durch Teilung und verbreiten sich sowohl in peripherer Richtung nach der Rindenschicht hin als auch in centraler Richtung unter das Blastoderm. Die Teilungen der Kerne des Periblastes erfolgen zunächst noch synchron mit den Teilungen der Kerne der Blastodermzellen. Auch ist der Teilungsmodus anfangs noch ein normaler, d. h. ein mitotischer. Später treten dann eigentümliche Veränderungen an den Periblastkernen auf, von welchen unten die Rede sein wird.

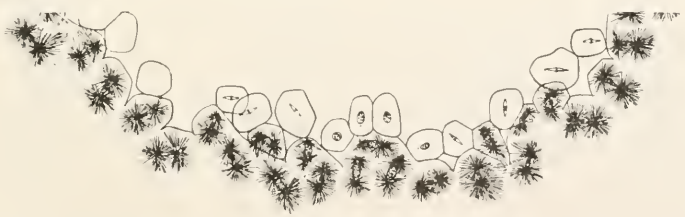


Fig. 153. Periblast eines Furchungsstadiums von Belone acus zur Zeit der 11. Teilung. (Nach Kopsch 1901.) Man sieht die Mitosen der Periblastkerne. Die Figur stellt nur einen kleinen Teil des Umfanges des Blastoderms dar. Vergr.: 85.

1) Der Periblast wurde früher nach van Bambeke als „couche intermédiaire" oder „intermediäre Schicht" bezeichnet. His hat den verdickten Rand des Periblastes „Keimwall" genannt. Hans Virchow gebrauchte für Periblast den Ausdruck „Dottersyncytium", Kopsch den Namen „Dottersackentoblast". Das Wort Periblast ist von Agassiz und Whitman eingeführt und wurde seither von vielen Autoren gebraucht.

Die Bildung des Periblastes aus den Randzellen des Blastoderms ist von Agassiz und Whitman bei Ctenilabrus, von M. von Kowalewski bei Polyacanthus viridiauratus, von J. H. List bei Crenilabrus pavo, von H. V. Wilson bei Serranus, von R. Fusari bei einem Blenniiden (Cristiceps argentatus), von Sobotta bei Belone beobachtet worden. Am lebenden Ei wurde sie von Wenckebach bei Belone, von mir bei Labrax verfolgt. Neuerdings hat Kopsch eine eingehende Beschreibung des Vorgangs bei Belone gegeben. Die Periblastbildung beginnt bei Belone zur Zeit der 9. und 10. Teilung (Stadien von etwa 500 und von etwa 1000 Zellen). Sie entspricht wohl dem oben aufgestellten Schema, aber verläuft nicht so regelmäßig in Bezug auf die Richtungen der Teilungen. Fig. 153 zeigt die ersten Mitosen der Periblastkerne.

Bei manchen Knochenfischen findet die Periblastbildung nicht allein am Rande des Blastoderms statt, sondern auch an der Basis desselben. Es ist dies von M. von Kowalewski beim Goldfisch (Carassius auratus), von C. K. Hoffmann beim Lachs (Salmo salar L), von His und von Berent bei der Forelle (Trutta fario L.), von Lwoff bei Gobius beobachtet worden.

Gegen das Ende der Furchungszeit schließen die obersten Blastodermzellen sich zu einer continuirlichen Deckschicht zusammen. Es mag im Voraus bemerkt werden, daß diese Deckschicht keine organogenetische Bedeutung hat, sie bleibt als einschichtige dünne Zellenlage lange Zeit an der Oberfläche der Epidermis erhalten [1]). — An Fig. 145 C sehen wir oben die Deckschicht, darunter die Masse der Blastodermzellen, darunter den Periblast mit seinen Kernen. Es entsteht nun die Blastula, wenn zwischen den Blastodermzellen und dem Periblast die Furchungshöhle auftritt (Fig. 159).

Was das spätere Schicksal der Kerne des Periblastes betrifft, will ich vorausgreifend Folgendes bemerken. Gegen das Ende der Furchung wachsen die meisten Periblastkerne zu ungewöhnlicher Größe

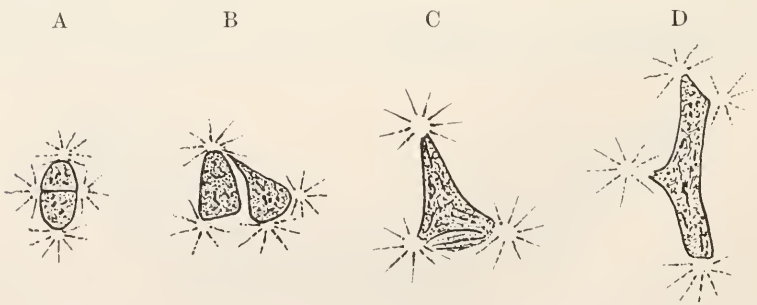


Fig. 154 A—D. Multipolare Kernteilungsfiguren und Kerne mit mehreren Strahlungen aus dem Periblast von Belone (A, C, D) und Exocoetus (B). (Nach Raffaele.)

heran. Diese Kerne verlieren die Fähigkeit, sich durch normale Mitose zu teilen. Man bemerkt multipolare Kernteilungsfiguren und Kerne mit

1) Das Verhalten der Deckschicht in späteren Stadien ist von Raffaele (1895) beschrieben worden.

mehreren Strahlungen (Fig. 154)[1]. Zur Zeit der Keimblätterbildung und später findet man häufig die Bilder amitotischer Kernteilung. Sehr oft trifft man 2 Kerne, welche nur noch durch einen dünnen Faden zusammenhängen (Fig. 155); häufig liegen auch große und kleine Kerne in Gruppen beisammen (Fig. 156).

Es geht aus dem Gesagten hervor, daß die Kerne eigentümliche Veränderungen erfahren, und man kann daraus schon schließen, daß sie sich nicht am Aufbau des Embryos beteiligen. In der That nehmen keine

Fig. 155. Amitotische Kernteilungsfiguren aus dem Periblast von Belone. (Nach RAFFAELE.)

Fig. 156. Amitotische Kernteilungsfiguren aus dem Periblast des Lachses.

Blastodermzellen von den Periblastkernen ihren Ursprung[2]. Die Kerne erhalten sich in dem Dotter sehr lange, meist bis zu der Zeit, wenn der Dotter resorbirt wird. Es mag sein, daß bei manchen Knochenfischen ein Teil der Kerne schon früher durch Zerfall zu Grunde geht[3].

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Periblastkerne sich physiologisch bei der Assimilation des Dotters beteiligen. Ich führe die Zunahme der Größe der Kerne auf diese Thätigkeit zurück; denn es ist bekannt, daß Kerne, welche an einer secretorischen oder assimilatorischen Thätigkeit beteiligt sind, oft eine außergewöhnliche Größe erreichen.

Auch das Vorkommen amitotischer Teilungen kann daraus erklärt werden, daß die Kerne eine assimilatorische Function haben. Denn die amitotische Kernteilung kommt bei Metazoen nur ausnahmsweise vor und findet sich fast nur bei Kernen von außergewöhnlicher Größe, welche eine secretorische oder assimilatorische Thätigkeit haben[4].

Wenn jemand die Ansicht nicht teilen mag, daß die Kerne in Anpassung an ihre physiologische Thätigkeit die eigentümlichen Veränderungen erfahren haben, so läßt sich auch die Hypothese rechtfertigen,

1) Die multipularen Teilungsfiguren der Periblastkerne sind von HENNEGUY (1891) und von HIS (1898) bei der Forelle, von RAFFAELE (1898) bei Belone gesehen worden. Die Kerne mit mehreren Strahlungen hat RAFFAELE bei Belone beobachtet; er erklärt dieselben daraus, daß Verschmelzungen von Kernen stattfinden; dies kann zutreffend sein, aber man muß auch an die Möglichkeit denken, daß die Centrosomen an einem einzigen Kern sich vermehrt haben.

2) Manche Autoren (KUPFFER, GENSCH u. A.) haben behauptet, daß von den Periblastkernen Zellen gebildet werden, welche an Organanlagen, insbesondere an der Entwickelung des Blutes und der Gefäße sich beteiligen. Ich halte aber alle diese Beobachtungen für irrtümlich. Meine Ansicht (1887) wurde von CORNING (1896) bestätigt, welcher das Verhalten der Periblastkerne während der Gastrulation verfolgt hat. CORNING schreibt: „Ich gehe nicht auf die zahlreichen Angaben über eine Beteiligung der Merocyten (d. h. Periblastkerne) am Aufbau des Embryo ein, weil ich durch meine Untersuchungen nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür gewinnen konnte. Von dem Zeitpunkte, wo die Merocyten sich vom Keime abtrennen und wo ihre Vermehrung durch indirekte Teilung aufhört, geht ihnen jede formative Bedeutung für den Embryo ab."

3) Einen Zerfall der Kerne nimmt HENNEGUY (1888) bei der Forelle und in beschränkterem Maße CORNING (1896) beim Lachs an.

4) H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung, Biolog. Centralblatt, Bd. 11, 1891.

daß der Lebensproceß der Kerne in dem stark dotterhaltigen Periblast herabgesetzt und gestört sei. Es ist möglich, daß die Atmung und der Stoffwechsel der Kerne durch den relativen Mangel an umgebendem Protoplasma gehemmt sind. Daraus kann man wenigstens die multipolaren Kernteilungsfiguren erklären, denn solche werden durch irgend eine Störung der physiologischen Vorgänge veranlaßt [1]).

Als Resultat dieser Erörterung ist festzuhalten, daß die Periblastkerne eigentümliche Umwandlungen erfahren und sich nicht an der Bildung der Organe beteiligen.

Die Furchung beim Lachs und bei der Forelle.

Litteratur. Zur Einführung dienen die im Litteraturverzeichnis aufgeführten Schriften von Oellacher (1873), Henneguy (1888), C. K. Hoffmann (1888).

Demonstrationsmittel: Wachsmodelle von Friedrich Ziegler, Freiburg i. B., Serie 24.

Da die Eier des Lachses (Salmo salar L.) und der Forelle (Trutta fario L.) häufig zur Beobachtung kommen, will ich die Furchung bei denselben gesondert besprechen.

Das reife Ei des Lachses hat einen Durchmesser von 6 mm, das der Forelle von 4—5 mm. Das Ei ist von einer Eimembran umgeben, welche dem frischen Ei leicht gefaltet dicht anliegt; dieselbe ist von feinen Poren durchbohrt (Zona radiata). — Von der in der Eimembran befindlichen Mikropyle ist schon früher die Rede gewesen (p. 16).

An der reifenden Eizelle im Ovarium kann eine protoplasmatische Rindenschicht von dem fast ausschließlich mit Dotterflüssigkeit erfüllten Inneren unterschieden werden; unter der Rindenschicht und in derselben liegen zahlreiche Oeltropfen verschiedener Größe. In der reifen Eizelle findet man unter der Mikropyle eine Verdickung der Rindenschicht, welche von Oeltropfen frei ist; diese bildet die Keimscheibe, in welche bei der völligen Reife das Keimbläschen hineinrückt; das Keimbläschen löst sich auf, es werden die Richtungskörper gebildet und findet die Befruchtung statt, wie schon oben beschrieben wurde (p. 171).

Sobald das Ei in das Wasser kommt, dringt Wasser unter die Eihaut ein [2]), die Membran hebt sich von der Eizelle ab und wird prall gespannt (vergl. p. 173); sie bildet so eine elastische Umhüllung, innerhalb welcher die Eizelle beweglich ist, so daß die leichteste Seite derselben sich nach oben dreht und folglich während der Furchung der animale Pol stets nach oben gerichtet ist. Bei der Abhebung der Eihaut wird die Mikropyle verschlossen, so daß keine Spermatozoen mehr eindringen können [3]).

Wenn das Ei in das Wasser gekommen ist, beginnt die Keimscheibe (es mag Befruchtung erfolgt sein oder nicht) an Volumen bedeutend zuzunehmen, indem sie protoplasmatische Teile der Rindenschicht heranzieht [4]). Gleichzeitig bewegt sie sich rhythmisch in langsamer abwechselnder

1) Bei der Furchung der Seeigeleier kann man leicht beobachten, daß multipolare Kernteilungsfiguren durch verschiedene Störungen herbeigeführt werden können, z. B. durch concentrirtes Seewasser, durch Verdünnung des Seewassers, durch Strychnin, Glycerin und viele andere Chemikalien.

2) Miescher constatirte, daß ein Lachsei beim Austreten aus der Leibeshöhle 127 und nach der Aufnahme des Wassers 133 mg wog.

3) Infolgedessen können Eier, welche schon einige Zeit im Wasser gelegen haben, nicht mehr befruchtet werden.

4) Die Rindenschicht wird also verdünnt; da der Vorgang noch während der ersten Furchungsteilungen andauert, wird die Rindenschicht sehr reducirt. Darauf

Zusammenziehung und Abflachung [1]). Auch sammeln sich die Oelkugeln unter der Keimscheibe an und bilden dann eine schüsselförmig dieselbe umfassende Schichte (Fig. 158), deren Dicke ein Viertel oder ein Drittel des Eidurchmessers beträgt [2]). Die Oelkugeln sind specifisch leichter als der übrige Eiinhalt und bewirken, daß der animale Pol des Eies mit der Keimscheibe immer oben liegt.

Die ganze Furchung spielt sich am animalen Pol im Bereich der Keimscheibe ab. Die erste Furche liegt annähernd im Durchmesser der Keimscheibe. Die zweite Furche steht senkrecht zu der ersten; die ersten 4 Segmente sind also sozusagen Quadranten des Keimes [3]). — Dann folgt ein 8-zelliges Stadium, ähnlich demjenigen der Fig. 147.

Fig. 157.

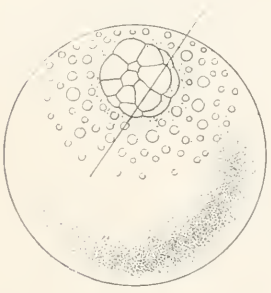


Fig. 158.

Fig. 157 u. 158. 16-zelliges Furchungsstadium des Lachses (Salmo salar).

Fig. 157. Oberflächenbild.

Fig. 158. Schnitt. Der Strich in Fig. 157 giebt die Lage des Schnittes an. Unter den Furchungszellen sieht man die Schichte der Oelkugeln.

Schon in diesem Stadium findet die verticale Teilung statt (C. K. Hoffmann); die Blastomeren liegen also schon von diesem Stadium an zweischichtig (Fig. 158), während dies bei den meisten anderen Knochenfischen erst vom nächsten Teilungsstadium an der Fall ist. — Aus der weiteren Furchung ist bemerkenswert, daß nicht nur die Randzellen mit dem Dotter in Verbindung stehen, sondern überhaupt die

beruht wahrscheinlich die dem Fischzüchter wohlbekannte Thatsache, daß man die Eier nur in den ersten Stunden nach der Befruchtung ohne Schaden transportiren kann; denn je dünner die Rindenschicht wird, um so leichter kann bei Erschütterung ein Zerreißen derselben und ein Ausfließen des Dotters stattfinden.

1) Solche rhythmische Contractionen sind in intensiverer Form an durchsichtigen und weniger dotterreichen Eiern gesehen worden; am Stichlingsei entsteht in der Gegend des Aequators rings um das Ei eine Einschnürung, welche wie ein Wellenthal nach dem Keimpol fortschreitet (Ransom), ähnliche Contractionen sind am Hechtei beobachtet (Ransom, His). Auch die „Fluctuationen", welche Kupffer am Heringsei sah, gehören hierher. Ransom spricht die Ansicht aus, daß diese Bewegungen mit der Ansammlung des Protoplasmas im Keim in Beziehung stehen.

Abgesehen von diesen Bewegungen ist am Aeschenei, am Hechtei und am Forellenei eine regelmäßige noch während der Furchung andauernde Rotation beobachtet (Ransom, His), bei welcher die Eiachse den Mantel eines auf der Spitze stehenden Kreiskegels beschreibt; ich beobachtete am Forellenei 18 Stunden nach der Befruchtung eine Rotationszeit von 7 Minuten.

2) Van Bambeke beschreibt von Tinca eine ganz homologe, sehr rasch sich vollziehende Ansammlung der „éléments vitellins" unter dem Keim; Reichert, Lereboullet und Ransom erwähnen die Ansammlung von Oelkügelchen unter dem Keim des Hechteies. Ransom sah Aehnliches auch bei Gasterosteus, Owsjannikow bei Coregonus.

3) Nach Hoffmann sind die 4 ersten Segmente nicht ganz gleich groß, sondern das eine Paar ist etwas größer; Hoffmann hält es für wahrscheinlich, daß die erste Furche der Richtung der späteren Längsachse und diese beiden größeren Blastomeren dem späteren Hinterende des Embryos entsprechen.

untersten Zellen des Blastoderms. Nachdem die mit dem Dotter in Verbindung stehenden Zellen mehrfach freie Blastomeren abgeschnürt haben, fließen sie zusammen und bilden den Periblast; der Periblast entsteht also nicht nur am Rande des Blastoderms, sondern auch an der Basis desselben (vergl. p. 176).

Wenn man gegen Ende der Furchungsperiode einen Schnitt durch das Blastoderm macht, erhält man ein ähnliches Bild wie Fig. 145 C. Der Periblast, welcher sich unter dem ganzen Blastoderm hinzieht, ist am Rande desselben verdickt und bildet hier den sog. Keimwall.

Wie bei anderen Teleosteern wird am Ende der Furchungsperiode eine Deckschicht gebildet, indem die obersten Zellen des Blastoderms sich zu einer continuirlichen Schichte zusammenschließen.

Die Furchungshöhle, welche bei den Salmoniden relativ spät entsteht, breitet sich zwischen dem Blastoderm und dem Periblast aus [1]). Zu dieser Zeit nehmen die Zellen der höheren Schichten des Blastoderms unter der Deckschicht die Form von Cylinderzellen an und bilden gewissermaßen ein Gewölbe über der Furchungshöhle (Fig. 159). Das Blastulastadium, welches nun erreicht ist, bildet den Ausgangspunkt der im nächsten Abschnitt zu besprechenden Vorgänge.

Die Gastrulation der Teleosteer.

Zur Einführung dienen die im Litteraturverzeichnis aufgeführten Arbeiten von His (1878), Goette (1878), H. E. Ziegler (1882), Henneguy (1888).

Bei der Gastrulation kann uns der Lachs (Salmo salar L.) als Beispiel für die Teleosteer dienen, da die Vorgänge beim Lachs am besten bekannt sind [2]), und bei den anderen Knochenfischen in dieser Hinsicht keine wesentlichen Verschiedenheiten vorkommen.

Im Blastulastadium unterscheiden wir an dem Embryo das Blastoderm, den Periblast und die Dotterkugel. Das erstere hat die Form einer runden und etwas gewölbten Scheibe von 2 mm Durchmesser und besitzt eine ziemlich gleichmäßige Dicke von 8 bis 10 Zellen. Unter dem Blastoderm befindet sich die flache Furchungshöhle, und das Blastoderm ruht nur an seinem Rande auf dem Periblast auf (Fig. 159). — Der Periblast stellt eine rings um das Blastoderm gehende protoplasmahaltige Zone dar, von welcher eine dünne Fortsetzung am Boden der Furchungshöhle sich hinzieht; er enthält freie Kerne und ist, wie oben dargelegt wurde, während der Furchung aus den peripheren und unteren Blastomeren der sich furchenden Keimscheibe entstanden. Der Periblast geht nach unten

1) Die Furchungshöhle liegt beim Lachs wie bei allen Teleosteern zur Zeit ihrer vollen Entwickelung zwischen dem Blastoderm und dem Periblast; jedoch kann ihre Entstehung in der Weise geschehen, daß im Innern des Haufens von Blastodermzellen eine Höhle auftritt, und daß dann die unterhalb derselben gelegenen Blastomeren nach den Seiten auseinandertreten, so daß die Höhle bis zu dem basalen Periblast sich ausdehnt und dann unter dem Blastoderm sich ausbreitet (Ziegler 1882, Henneguy 1888).

2) Die Vorgänge der Keimblätterbildung können bei den Teleosteern nur auf Schnitten mit Sicherheit erkannt werden. Bei den Salmoniden ist es verhältnismäßig am leichtesten, gute Schnitte herzustellen; auch sind hier die Zellen am größten, und die Schnittbilder nicht so undeutlich, wie bei vielen anderen Teleosteern. Daher sind die Keimblätterbildung und die Organbildung bei den Salmoniden am besten bekannt. — Wer die Entwickelung der Teleosteer nur oberflächlich kennen lernen will, kann solche Species benützen, welche durchsichtige Eier haben (z. B. Perca fluviatilis L., Gasterosteus pungitius L. und Gasterosteus aculeatus L.) und sich auf die Beobachtung am lebenden Embryo beschränken.

ohne scharfe Abgrenzung in die Dotterkugel über. Derjenige Teil des Periblastes, welcher am Rande des Blastoderms sich befindet und welcher sozusagen für das Gewölbe des Blastoderms das Widerlager darstellt, heißt der Keimwall. — Die oberste Zellenlage des Blastoderms bildet eine zusammenhängende flache epitheliale Schichte, die sog. Deckschicht; die Deckschicht steht am Rande des Blastoderms mit dem Keimwall in Verbindung. — In dem Blastoderm läßt sich ferner erkennen, daß die oberen Zellen, welche näher an der Deckschicht liegen, die Form von Cylinderzellen haben, während die tieferen Zellen lockerer liegen und rundliche Form haben (Fig. 159)[1]. Dieser Unterschied der Zellen hat keine organogenetische Bedeutung, sondern hängt nur mit den mechanischen Verhältnissen zusammen, indem die Cylinderzellen das Gewölbe bilden (vergl. p. 185).

Vergleichen wir die Blastula des Lachses mit derjenigen des Frosches (Taf. 1, Fig. 13 mit Fig. 11), so ist das Blastoderm des Lachses dem kleinzelligen und pigmentirten Teil der letzteren homolog zu setzen, während der Periblast mit der Dotterkugel der Masse der Dotterzellen entspricht.

Die Gastrulation beginnt an einer Stelle des Randes des Blastoderms. Es bildet sich hier eine Einstülpung, sozusagen ein Umschlag des Blastodermrandes. Am Keimwall werden die Zellen in der Richtung nach unten gedrängt, und indem dieser Proceß andauert, schieben die nachrückenden Zellen die schon vorhandenen Zellen centralwärts weiter (Fig. 160). So entsteht eine zweite Schichte, welche man als untere Schichte oder als primäres Entoderm bezeichnet. — Wenn eine Gastralhöhle vorhanden wäre, müßte sie

Fig. 159.

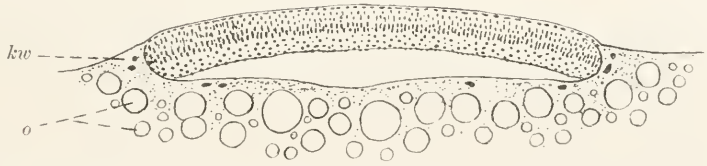


Fig. 159. Blastula des Lachses (Salmo salar). *kw* Keimwall, *o* Oelkugeln.

Fig. 160.

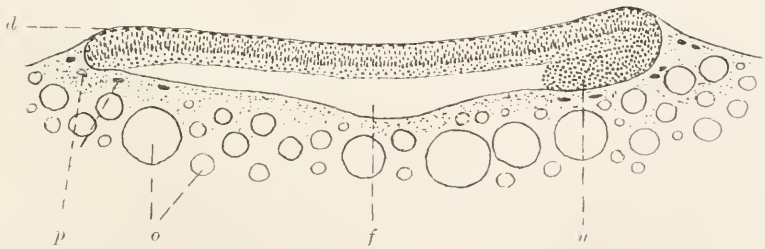


Fig. 160. Gastrulation des Lachses (Salmo salar). *d* Deckschichte, *f* Furchungshöhle, *p* Periblastkerne, *o* Oelkugeln, *u* untere Schichte.

1) Bei der Forelle ist das Blastoderm beim Beginn der Gastrulation noch nicht so sehr verdünnt wie beim Lachs; es ist also zu dieser Zeit noch eine große Masse von unteren rundlichen Zellen vorhanden.

zwischen der unteren Schichte und zwischen dem Periblast liegen: da aber die eingestülpte Schichte dicht auf dem Periblast aufruht, kommt es noch nicht zur Bildung einer Gastralhöhle. — Die Deckschicht nimmt an dem zur Bildung der unteren Schichte führenden Einstülpungsvorgange nicht Teil, sondern bleibt wie früher am Rande des Blastoderms mit dem Keimwall verbunden[1]). — Während der Bildung der untern Schichte verdünnt sich das ganze Blastoderm und schiebt sich dasselbe gleichzeitig nach allen Richtungen über die Dotterkugel weiter.

Da die Anlage des Embryo vom Rande des Blastoderms centralwärts vorwächst, ist derjenige Teil des Blastodermrandes, an welchem die Einstülpung stattfindet, als Hinterrand zu bezeichnen. Der Bezirk des Blastoderms, in welchem die Bildung der unteren Schichte erfolgt, entspricht der späteren Dorsalseite des Embryo; man kann also den Hinterrand des Blastoderms auch den dorsalen Rand nennen; der entgegengesetzte Rand des Blastoderms muß ventraler Rand genannt werden. Wenn man bedenkt, daß im Blastulastadium der Rand des Blastoderms (wie schon oben gesagt wurde) der Uebergangsstelle des animalen und des vegetativen Teiles der Blastula des Frosches entspricht, so ist leicht einzusehen, daß sich die Gastrulation der Teleosteer aus denselben Vorgängen zusammensetzt wie diejenige der Amphibien: am dorsalen Rande des Blastoderms findet die Umstülpung statt, während der ventrale um die Dottermasse herumwächst (man vergl. auf Taf. 1 Fig. 14 mit Fig. 12).

Dieser Vergleich läßt sich noch weiter verfolgen; indem der ventrale Rand des Blastoderms über den Dotter weiterrückt, behält er seine Verbindung mit dem angrenzenden Periblast bei und schiebt den Keimwall vor sich her; die Furchungshöhle setzt sich als niedriger Zwischenraum bis zum ventralen Rande des Blastoderms fort; es rückt also der ventrale Rand des Blastoderms ganz in der gleichen Weise vor, wie bei Rana und Triton die ventrale Uebergangsstelle der kleinen und großen Zellen (Taf. 1, Fig. 12 und 14 bei *).

Während die untere Schichte entsteht und das Blastoderm sich über die Dotterkugel ausbreitet, verdünnt sich die Decke der Keimhöhle fortwährend, bis sie schließlich nur noch aus der sehr flach gewordenen Deckschicht und einer einzigen Zellenlage besteht. Aber währenddessen erfolgt eine solche Verdünnung am Rande des Blastoderms nur in geringem Maße; das Blastoderm erscheint daher an seinem ganzen Rande relativ verdickt, und den verdickten Rand nennt man den Randwulst (Fig. 161); derselbe geht am Hinterrande des Blastoderms in die Embryonalanlage über[2]). — Während das Blasto-

1) Die Angabe mancher Autoren, daß die Deckschicht an dem Einstülpungsvorgange teilnehme, kann ich nach meinen Beobachtungen durchaus nicht bestätigen.

2) Die am Hinterrande des Blastoderms erfolgende Bildung der unteren Schichte hört nach den Seiten hin nicht plötzlich auf, sondern endet allmählich; es hängt also die eingestülpte Schichte nach den Seiten hin mit dem Randwulst zusammen. Die Bildung des Randwulstes erinnert an den Vorgang, welcher bei Rana eintritt zu der Zeit, wenn die Rusconi'sche Rinne sich zu einem Kreise schließt; dort erscheint eine Fortsetzung der unteren Schichte an den seitlichen und ventralen Teilen der Rusconi'schen Rinne. Wenn die Umwachsung sich ihrem Ende nähert, kann man den Rand des Blastoderms der Teleosteer dem Rande der Rusconi-schen Rinne des Frosches homolog setzen. Der Randwulst entspricht der Lage nach dem peripheren (peristomalen) Mesoderm der Amphibien und der Selachier.

derm sich über die Dotterkugel ausdehnt, nimmt der Randwulst stetig an Dicke ab.

Wenn die untere Schichte gebildet und der Randwulst aufgetreten ist, lassen sich die Keimblätter bestimmen. Die untere Schichte oder das primäre Entoderm differenziert sich in das Mesoderm, die Chorda und das Enteroderm (sekundäres Entoderm, Darmepithel), wie später gezeigt wird (p. 191). Zum Mesoderm gehören auch die die unteren Zellenlagen des Randwulstes (peripheres Mesoderm). Der

Fig. 161.

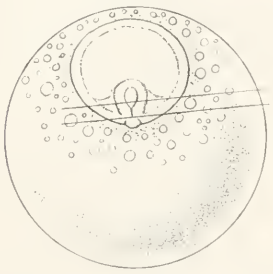


Fig. 162.

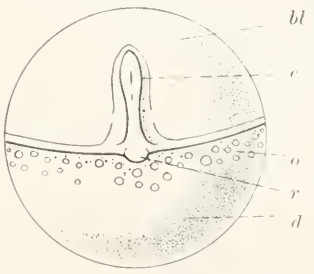


Fig. 161. Ei des Lachses (Salmo salar) mit der sich ausbreitenden Blastodermscheibe, an welcher der Randwulst und die Embryonalanlage sichtbar sind. Rings um die Blastodermscheibe sieht man die Oeltropfen. Die beiden queren Striche bezeichnen die Lage der Schnitte Fig. 168 und 167.

Fig. 162. Ei des Lachses, bei welchem die Blastodermscheibe nahezu die Hälfte der Dotterkugel umwachsen hat. Länge des Embryo 3,5 mm. *bl* Blastoderm, *e* Embryo, *d* Dotterkugel, *o* Oelkugeln, *r* Randknopf.

übrige Teil des Blastoderms kann von jetzt an als Ektoderm bezeichnet werden.

In welcher Weise die Umwachsung der Dotterkugeln fortschreitet, das kann aus den Figg. 162 und 185 ersehen werden; in Fig. 162 ist die Dotterkugel nahezu zur Hälfte umwachsen; in Fig. 185 wird der größte Teil der Dotterkugel vom Blastoderm überdeckt [1]), und es ist nur noch ein kleiner Blastoporus vorhanden; schließlich zieht sich der Randwulst vollständig zusammen und verschmilzt mit dem am Hinterende des Embryo befindlichen Randknopfe, von welchem später die Rede sein wird; der Blastoporus verschwindet, ohne eine Spur zu hinterlassen (vergl. p. 200).

Physiologisches, Experimentelles und Teratologisches zur Gastrulation der Teleosteer.

Lage der Medianebene. Da vom Beginn der Gastrulation an die Medianebene des Embryo bestimmt ist, so kann zunächst gefragt

1) Bei denjenigen Knochenfischen, welche länglich gestaltete Eier haben [z. B. bei Rhodeus amarus (Ziegler 1882) und Engraulis encrasicholus (Wenckebach 1887)], liegt das Blastoderm anfangs an dem einen (dem animalen) Pol, und man kann dann klar sehen, daß das Blastoderm an der Dorsal- und an der Ventralseite annähernd gleichmäßig über die Dottermasse herabwächst und daß der Schluß des Blastoporus in der Nähe des vegetativen Poles erfolgt; er findet sich jedoch nicht genau an der Stelle des vegetativen Poles, sondern ist etwas nach der Dorsalseite verschoben, und daraus kann man schließen, daß das Blastoderm gegen Ende der Umwachsung an der Ventralseite rascher vordringt als an der Dorsalseite. Bei runden Eiern ist es natürlich schwer, ein analoges Verhalten des Blastodermrandes nachzuweisen; diese Frage hat zu vielen Diskussionen Veranlassung gegeben, auf

werden, ob die Medianebene mit der Trennungsebene der beiden ersten Furchungszellen (also mit der ersten Furche) zusammenfällt. Darüber liegen Beobachtungen von T. H. Morgan (1893) vor, welche an den durchsichtigen Eiern von Serranus und Ctenolabrus angestellt sind. In dem einen Falle, in welchem ein Ei continuirlich beobachtet wurde, fiel die Richtung der Medianebene mitten zwischen die Richtung der ersten und zweiten Furchungsebene. In den übrigen Fällen seiner Beobachtung hat Morgan die Richtung der ersten Furche mit einer Nadel durch einen Streifen von Karminkörnchen auf der Eimembran aufgezeichnet; es ergab sich, daß unter 25 Eiern die Medianebene 5mal mit der ersten Furche, 10mal mit der zweiten Furche zusammenfiel und in den übrigen Fällen zwischen der ersten und der zweiten Furche lag. Demnach ist eine gesetzmäßige Bezeichnung zwischen der Medianebene und der Lage der ersten Furche nicht vorhanden [1]).

Doppelbildungen. Bei den Salmoniden und bei anderen Knochenfischen gehen häufig 2 verwachsene Individuen aus einem Ei hervor, in seltenen Fällen sogar 3. Am häufigsten ist eine Doppelbildung in der Art, daß 2 Köpfe vorhanden und die Körper nach hinten verwachsen sind (Duplicitas anterior). Ausnahmsweise giebt es Fälle, in welchen der Kopf einheitlich, aber das Hinterende gespalten ist (Duplicitas posterior). Die Doppelbildungen sind von Lereboullet (1863), Oellacher (1873), Rauber (1879) und neuerdings genauer von Kopsch (1899) untersucht worden.

Die Duplicitas anterior entsteht dadurch, daß bei einer Blastodermscheibe an 2 benachbarten Stellen eine Gastrulation und Embryobildung stattfindet [2]). Die beiden Embryonen bleiben dann vorn getrennt und fließen hinten mehr oder weniger vollständig zu einem Individuum zusammen (Lereboullet, Rauber, Kopsch).

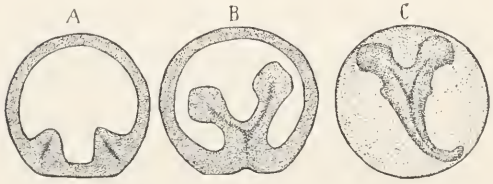


Fig. 163 A—C. Schema einer doppelten Embryonalanlage und eines daraus entstehenden Zwillings mit Duplicitas anterior. (Nach Rauber aus Kollmann.)

Die Duplicitas posterior kann durch eine Störung entstehen, welche in der Mitte des Hinterrandes der Blastodermscheibe, also am Hinterende der Embryonalanlage einsetzt und eine Spaltung derselben zur Folge hat; Kopsch hat solche Spaltungen experimentell erzeugt.

Concrescenz-Theorie. His (1876) hat die Theorie aufgestellt, daß der Körper des Knochenfischembryo durch mediane Verwachsung der Blastodermränder entstehe, indem von rechts und links der Randwulst zusammentreffe (Concrescenztheorie); es würde also jede Hälfte des Embryo von dem Randwulst der betreffenden Seite gebildet [3]). Diese

---

die ich hier nicht eingehen will. Es ist wahrscheinlich, daß auch bei den runden Eiern die Umwachsung allseitig vorrückt.

1) Es ist bei den Versuchen von Morgan vorausgesetzt, daß das Ei innerhalb der Eimembran ruhig liegt und keine Rotationen ausführt.

2) Da man bei der Entstehung von Doppelbildungen oft 2 Embryonalanlagen an 2 getrennten Stellen des Blastodermrandes auftreten sieht, läßt sich der Schluß ziehen, daß die Stelle der Gastrulation und die Lage der Medianebene nicht durch die Lage der ersten Teilungsfurche unabänderlich bestimmt sein kann.

3) His schreibt: „Der Knochenfischembryo wächst aus 2 im Randwulst der Keimscheibe symmetrisch vorgebildeten Anlagen der Länge nach zusammen. Nur das

Theorie kann aber nicht als richtig angesehen werden. Sie wird widerlegt oder doch mindestens sehr eingeschränkt durch die Experimente von T. H. Morgan (1895) und Kopsch (1896). Ersterer schnitt bei marinen Teleosteern den Keimwulst auf einer Seite neben der Embryoanlage mit einer scharfen Nadel durch; trotzdem wuchs der Embryo wie sonst in die Länge und entwickelte sich ohne Störung der bilateralen Symmetrie zur normalen Gestalt; nur war der Mesodermstreifen der operirten Seite in seinem hinteren Teile schwächer entwickelt. Morgan stimmt daher der Concrescenztheorie nicht zu, wohl aber nimmt er an, daß Zellen vom Randwulst her nach dem Embryo hin vorgeschoben werden und im Endknopf zur Verstärkung der Mesodermstreifen beitragen. Kopsch hat bei Salmoniden am Randwulst neben dem Embryo Beschädigungen erzeugt und fand, daß doch die Verlängerung des embryonalen Körpers fortschritt, wobei allerdings die Ausbildung der Organe auf der operirten Seite eine schwächere war. — Corning (1896) hat aus der Stellung der Periblastkerne einen Einwand gegen die Concrescenztheorie hergeleitet, da diese Kerne auf ein allseitiges Vorwachsen des Umwachsungsrandes hinweisen [1]).

Die mechanischen Vorgänge bei der Bildung der unteren Schichte. Wenn man die Bildung der unteren Schichte genau betrachtet, kann man den mechanischen Zusammenhang der Vorgänge ziemlich gut verfolgen. Zur Zeit, wenn die Bildung der unteren Schichte beginnt, ist ganz unzweifelhaft in dem Blastoderm eine Spannung vorhanden, welche einen Druck in radiärer Richtung bedingt, in ähnlicher Weise, wie ein Gewölbe auf seine Widerlager drückt; es kann dies daraus erschlossen werden, daß die Zellen des Blastoderms eine cylinderförmige Gestalt eingenommen haben und sich pallisadenartig aneinanderschließen; jedoch geschieht dies nur im oberen Teile des Blastoderms bis zu einer gewissen Tiefe; die untersten Zellen des Blastoderms sind rundlich und liegen locker (Fig. 159) [2]).

Die am Rande des Blastoderms befindlichen Zellen werden durch den eben erwähnten Druck gegen den Keimwall gepreßt; am dorsalen Rande des Blastoderms weichen sie nach unten aus und erzeugen so die untere Schichte [3]). Durch denselben radiären Druck wird ferner der

---

vorderste Kopf- und das hinterste Schwanzende bedürfen keiner Verwachsung, weil sie aus denjenigen Strecken des Randwulstes hervorgehen, welche die 2 Seitenhälften zum Ringe zusammengeschlossen hatten.“ Für die Selachier hat His eine ähnliche Theorie aufgestellt (vergl. p. 130—132). Auch Minot und O. Hertwig haben ähnliche Concrescenztheorien vertreten.

1) Da der Rand des Blastoderms mit dem Periblast verbunden ist, stellen sich bei dem Vordringen des Randes die Kerne des Periblastes in die Richtung der Bewegung, also senkrecht zum Rande ein. „Wenn die His'sche Theorie richtig wäre, so müßte die Einstellung der Merocyten eine ganz andere sein, in späteren Stadien der Umwachsung müßten wir Stränge von Merocyten (Periblastkernen) finden, die parallel mit dem Umwachsungsrande gegen die Embryonalanlage convergiren, ein Verhalten, welches niemals anzutreffen ist“ (Corning 1896).

2) Beim Lachs sind diese rundlichen Zellen in gleichmäßiger Weise im unteren Teil des Blastoderms verteilt, wie Fig. 159 und 160 zeigen. Aber bei der Forelle ist zu der Zeit, wenn die Einstülpung beginnt, das Blastoderm noch sehr diek, besonders an seinem vorderen Teil; es ist folglich unter der Schichte cylinderförmiger Zellen noch eine Masse runder Zellen vorhanden. Man darf aber diese Zellmasse nicht mit der unteren Schichte verwechseln, welche am hinteren Rande des Blastoderms durch Einstülpung entsteht.

3) Die Zellen müssen nach unten ausweichen, weil ein Ausweichen nach oben durch die Deckschicht verhindert wird, welche am Keimwall festhaftet und sozusagen über das Blastoderm gespannt ist.

ganze Rand des Blastoderms gegen den Keimwall gepreßt; da der Keimwall dem Drucke nachgiebt, wird er vorgeschoben, und so rückt der Rand des Blastoderms allseitig vor.

Wenn gefragt wird, wie die oben genannte Spannung entstehe, welche die Bildung der unteren Schichte und die Ausbreitung des Blastoderms bewirkt, so muß man zur Erklärung auf eine etwas frühere Zeit zurückgehen: es zeigt sich nämlich, daß eine solche Spannung schon zu der Zeit auftritt, wenn die Furchungshöhle unter dem Blastoderm entsteht. Wenn die Furchung abgelaufen ist und das Blastoderm als eine compacte Zellmasse auf dem Periblast aufruht, so macht sich an den äußeren Zelllagen allmählich eine dichtgedrängte Stellung und pallisadenartige Zusammenlagerung bemerkbar; die einzelnen Zellen dieser oberen Zellschichten unterliegen offenbar einem seitlichen Druck; da diese oberen Zellschichten ein stark gebogenes Kuppelgewölbe bilden, so kann der in dem Gewölbe entstehende und zur Ausdehnung des Gewölbes drängende Druck anfangs eine stärkere Krümmung des Gewölbes herbeiführen und so die Bildung der unter dem Blastoderm erscheinenden Furchungshöhle veranlassen oder wenigstens begünstigen (His 1876 und 1878), bald weichen aber die Widerlager des Gewölbes auseinander, d. h. der Rand des Blastoderms drückt den Keimwall vor; folglich flacht sich das Gewölbe ab, und der horizontale Durchmesser wird größer. Aber der Druck besteht fort und es kommt daher zur weiteren Ausbreitung des Blastoderms und dann auch zur Bildung der unteren Schichte. Bei der Ausbreitung des Blastoderms nimmt natürlich der verticale Durchmesser desselben ab, denn die unter der aktiven Schichte liegenden Zellen werden auf eine größere Fläche verteilt.

Es geht aus dem Gesagten hervor, daß der in der obengenannten activen Schichte entstehende Druck die Kraft ist, welche sowohl die Abflachung des Blastoderms als auch die Ausbreitung des Blastoderms und auch die Bildung der unteren Schichte bewirkt; dies kann aber nur dann geschehen, wenn diese Kraft fortwährend besteht, sozusagen ständig von neuem erzeugt wird. His (1878) hat dargelegt, daß die in der activen Schichte erfolgenden Zellteilungen zur Erklärung dieser Thatsache nicht ausreichen[1]: er glaubt daher, daß die Zellen „das Bestreben haben, in größtmöglicher Ausdehnung der oberen Fläche sich zuzuwenden“: „wo die Schicht dick ist, da drängen sich tiefer liegende Zellen in Folge dieses Bestrebens zwischen die oberflächlichen ein und treiben sie auseinander: wo aber die Schicht dünner ist, da breiten sich die Zellen derart aus, daß sie eine größtmögliche freie Oberfläche gewinnen.“ Diese Erklärung ist um so einleuchtender, da die der Oberfläche genäherten Zellen offenbar im Vergleich zu den tiefer liegenden hinsichtlich der Aufnahme von Sauerstoff und der Abgabe von Stoffwechselproducten im Vorteil sind; für die obige Auffassung spricht auch die Thatsache, daß die über der Furchungshöhle unter der activen Schichte befindlichen Rundzellen verschwinden, also wahrscheinlich zwischen die Pallisaden-

1) Nach den von His angestellten Berechnungen können die Zellteilungen bei den Vorgängen der Keimblätterbildung und der ersten Entstehung der Embryonalanlagen keine große Rolle spielen; dieselben würden nur dann Zellenverschiebungen veranlassen können, wenn die entstehenden Teilzellen auf das Volumen der Mutterzellen heranwüchsen; dies scheint aber nicht der Fall zu sein, denn nach den Messungen von His ist nach Beendigung des Umwachsungsvorgangs das Volumen der Embryonalanlage, zusammengenommen mit der die Dotterkugel umschließenden Zellhaut, nicht erheblich größer als das Volumen des Blastoderms zur Zeit des Auftretens der Furchungshöhle.

zellen hineinkriechen; ferner wird auch die Schichte selbst immer dünner, sobald unter derselben keine Rundzellen mehr vorhanden sind, und dies kann natürlich nicht auf Zellteilungen, sondern nur auf Zellenbewegungen zurückgeführt werden [1]).

Die Bildung des Medullarrohres bei den Teleosteern.

Die wichtigsten Publicationen sind diejenigen von Oellacher (1873), Calberla (1877), Goette (1878), Goronowitsch (1885), Henneguy (1888). Besonders eingehend ist die Darstellung von Goronowitsch.

Die Bildung der Medullarplatte und die Entstehung des Medullarrohres geschehen in folgender Weise.

Während das Ektoderm sonst überall, soweit es die Decke der Furchungshöhle bildet, sich allmählich verdünnt, nimmt dasselbe, soweit es über der unteren Schichte liegt, noch an Dicke zu; dieser über der unteren Schichte liegende dicke Teil des Ektoderms stellt die Medullarplatte dar. Dieselbe erzeugt das Medullarrohr auf eine sehr eigentümliche Weise: das Wesentliche liegt darin, daß das Medullarrohr solid angelegt wird und erst nachträglich eine Höhlung erhält [2]). Diese Bildungsweise wurde schon früher bei Lepidosteus (p. 165) erwähnt.

Zunächst senkt sich der mediane Teil der Medullarplatte ein und bildet eine geschlossene Falte; diese erscheint als eine mediane, kielförmig nach unten vorspringende Verdickung der Medullarplatte (Fig. 166). Die mediane Trennungsfläche der beiden Faltenblätter ist auf dem Querschnitt nur sehr undeutlich erkennbar; die Deckschicht nimmt an der Faltenbildung nicht Teil [3]). — Wie bei den Amphibien, Selachiern oder Amnioten bei der Bildung des Medullarrohrs zuerst eine mediane Rinne auf der Medullarplatte entsteht, welche Medullarrinne genannt wird, so tritt also bei den Knochenfischen eine mediane Falte auf. Als äußerlicher Ausdruck dieses Faltungsprocesses erscheint ebenfalls eine Rinne, welche aber sehr seicht bleibt und bald verschwindet (Fig. 171).

Während in der Mitte der Medullarplatte die Bildung des Kieles fortschreitet, setzt sich der seitliche Rand der Medullarplatte deutlicher gegen das anstoßende dünne Ektoderm ab. Es sind also jetzt an der Medullarplatte der mittlere Teil, welcher den Kiel bildet, und die beiden seitlichen Teile zu unterscheiden (Fig. 168). Diese letzteren werden nun auch in die Kielbildung hineingezogen, wobei der äußere Rand

1) Man kann den causalen Zusammenhang der Entwickelungsvorgänge immer nur so weit verfolgen, bis man auf die active Eigenbewegung der Zellen kommt; die Vorgänge im Protoplasma, durch welche die active Bewegung der Zellen bedingt ist, sind zur Zeit noch unerklärt.

2) Bei den Teleosteern tritt nicht allein in der Anlage des Medullarrohrs, sondern überhaupt in der ganzen Organentwickelung das Bestreben hervor, alle Anlagen solid und ohne Lumen entstehen zu lassen. Henneguy schreibt: „ce qui caractérise le développement de l'embryon des Téléostéens, c'est ce que j'appellerai le développement massif.“ Schon früher wurde erwähnt, daß eine Gastralhöhle nicht auftritt; später wird besprochen werden, daß der Darmkanal als eine solide Anlage entsteht, und daß die Ursegmente niemals eine Höhlung enthalten. Auch das Gehörbläschen entsteht wie das Centralnervensystem als solide Verdickung des Ektoderms.

3) Nach Calberla wird bei Syngnathus die Deckschicht in das Innere der kielförmigen Medullaranlage eingezogen. Aber alle anderen Autoren haben (bei anderen Knochenfischen) beobachtet, daß die Deckschicht über dieselbe hinwegzieht.

der Seitenteile sich erhebt, ein Vorgang, welcher der Bildung der Medullarwülste bei anderen Wirbeltieren entspricht (Fig. 169 u. 170).

Jedoch gestaltet sich dieser Vorgang in den Regionen des Körpers verschieden. In der hinteren Hälfte des Embryo wird die ganze Medullarplatte in einem continuirlichen Processe in den Medullarkiel hineingezogen, so daß die Erhebung der Medullarwülste mit der Kielbildung in einen einzigen Vorgang zusammenfließen (Fig. 166 und 167). In der vorderen Hälfte des Embryo aber, wo die Medullarplatte breiter

Fig. 164.

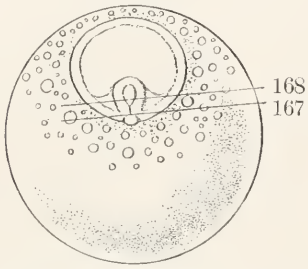


Fig. 165.

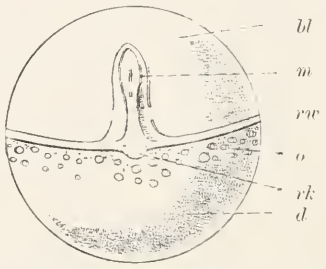


Fig. 164. Ei des Lachses (Salmo salar) mit der sich ausbreitenden Blastodermscheibe und der sich erhebenden Medullarplatte. Die beiden queren Striche bezeichnen die Lage der Schnitte Fig. 168 u. 167.

Fig. 165. Ei des Lachses, bei welchem nahezu die Hälfte der Dotterkugel umwachsen ist. *bl* Blastoderm, *m* Medullaranlage, *o* Oeltropfen, *rk* Randknopf, *rw* Randwulst, *d* Dotterkugel.

ist (Hirnplatte) und die seitlichen Teile der Medullarplatte ganz besonders dick sind, ist der Vorgang der Erhebung dieser seitlichen Teile deutlich von dem Vorgang der Kielbildung zu trennen; wenn median bereits ein Kiel gebildet ist, werden die seitlichen, noch nicht in die Kielbildung eingezogenen Teile der Medullarplatte aufgerichtet. Die erhobenen Ränder derselben bilden die Medullarwülste und begrenzen

Fig. 166.

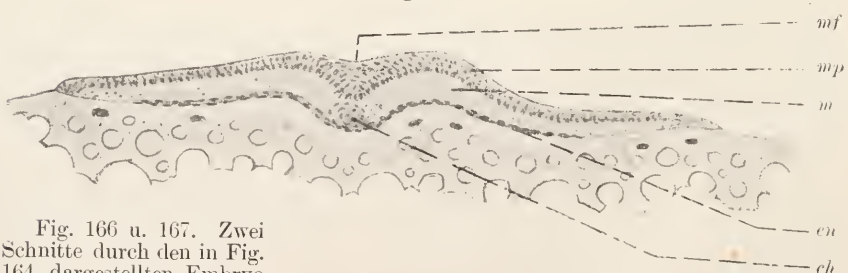
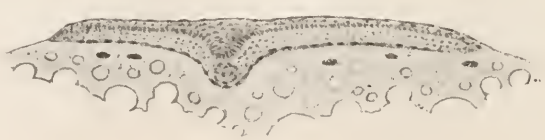


Fig. 166 u. 167. Zwei Schnitte durch den in Fig. 164 dargestellten Embryo des Lachses. Die Lage des Schnittes Fig. 167 ist in jener Figur durch einen Strich angegeben; der Schnitt Fig. 166 liegt ein wenig weiter vorn (zwischen 167 u. 168). *mf* Medullarfurche, *mp* Medullarplatte, *m* Mesoderm, *en* Enteroderm, *ch* Chorda.

Fig. 167.



eine ziemlich breite Medullarfurche (Fig. 169 u. 182): die Seitenteile der Medullarplatte erfahren eine starke Biegung, ihr lateraler Rand schiebt sich medianwärts vor, so daß die Medullarfurche verengt und geschlossen wird (Fig. 169 u. 170). Es werden also auch die Seitenteile der

Fig. 168. Fig. 169. Fig. 170.

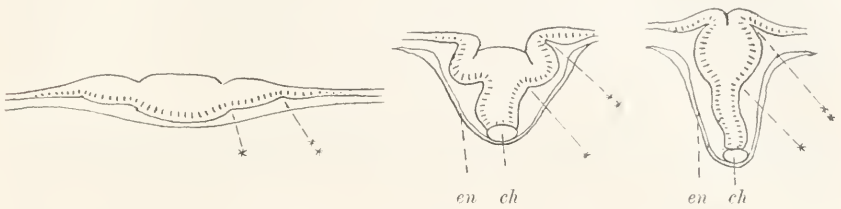


Fig. 168—170. Schematische Darstellung der Einfaltung der Medullarplatte am Gehirnteil derselben. Die Zellen sind nur in der untersten Zellenschicht des Ektoderms (der Cylinderzellenschicht) angedeutet. Bei * die Grenze des Medullarkiels, bei ** die Grenze der Medullarplatte. — Fig. 168 geht durch den vorderen Teil des Embryo Fig. 164. — Fig. 169 Schnitt durch den entsprechenden Teil eines etwas älteren Embryo (Fig. 182). — Fig. 170 Schnitt durch einen Embryo im Stadium der Fig. 165. *en* Enteroderm, *ch* Chorda.

Medullarplatte medianwärts zusammengelegt, und die ganze Anlage des Medullarrohrs stellt dann eine geschlossene Falte dar, welche in Form eines hohen Kieles sich zwischen die Mesodermstreifen des Embryo herabsenkt (Fig. 170).

An der oberen Fläche dieses Kieles, wo die Medullarwülste zur Vereinigung kommen, trennt sich das Ektoderm von dem kielförmigen Medullarstrang ab[1]). Der letztere ist in seiner ganzen Ausdehnung solid, und obgleich er nach seinem Bildungsvorgang eine geschlossene Falte ist, so ist doch zu dieser Zeit eine mediane Trennung der Zellen nicht nachzuweisen.

Schon während der bisher besprochenen Vorgänge können die verschiedenen Regionen des Centralnervensystems unterschieden werden. An den Oberflächenbildern erkennt man deutlich einen vorderen Abschnitt, welcher dem primären Vorderhirn und dem Mittelhirn entspricht, und einen hinteren schmäleren Teil, welcher das Hinterhirn und das Rückenmark bildet. An dem vorderen Ende der Medullaranlage entstehen die Augenblasen; sie erscheinen zuerst als Verdickungen des Medullarstrangs, und treten dann in der Richtung

Fig. 171. Embryo der Forelle, zur Zeit, wenn das Blastoderm ein Drittel der Dotterkugel umwachsen hat. (Nach Kopsch.) Neben der Medullaranlage sieht man Oeltropfen, welche unter dem Periblast liegen und durch das Blastoderm durchschimmern. Am Hinterende des Embryo bemerkt man den Randknopf. Vergr. 15mal.

nach hinten als solide Auswüchse aus der Gehirnanlage hervor. Dieser vorderste Teil des Medullarrohrs, aus welchem die Augenblasen

1) Wie bei anderen Wirbeltieren treten an der Grenze zwischen dem Ektoderm und der Medullaranlage die Anlagen der Spinalganglien und der großen Kopfganglien hervor.

entspringen, ist das primäre Vorderhirn, aus dem später die beiden Hemisphären und das Zwischenhirn sich differenziren; der folgende Teil der Gehirnanlage, das Mittelhirn, ist von Anfang an der breiteste Teil und fällt in der ganzen Entwickelung wie später beim ausgewachsenen Tier durch seine relativ mächtige Ausbildung auf[1]). — Das Hinterhirn, welches der späteren Region des vierten Ventrikels, also dem Kleinhirn und dem Nachhirn[2]) entspricht, besitzt in seinem vorderen Teile annähernd die Breite der Mittelhirnanlage, nimmt von da an nach hinten allmählich an Breite ab und geht ohne scharfe Grenze in das Rückenmark über (Fig. 172 und 177).

Aus dem Gesagten geht hervor, daß man an der Medullarrohranlage schon zu der Zeit, wenn die Medullarplatte sich einfaltet, die Vorderhirnregion, die Mittelhirnregion, die Hinterhirnregion und die

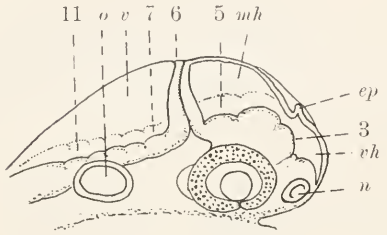


Fig. 172. Kopf eines Embryo der Forelle im Stadium mit 55 Ursegmenten, als durchsichtiges Objekt gezeichnet. — Man sieht das Vorderhirn (*vh*), das Mittelhirn (*mh*), das Nachhirn mit dem 4. Ventrikel (*v*), ferner die Epiphyse (*ep*), das Ohrbläschen (*o*) und die Nasengrube (*n*). Die angeschriebenen Zahlen bedeuten die Neuromeren. (Nach Hill 1900.)

Rückenmarksregion unterscheiden kann, indem die Eigentümlichkeiten der verschiedenen Regionen schon sehr früh durch unterschiedliche Breite und Dicke der Medullarplatte vorbereitet werden.

An der Seite der Hinterhirnanlage liegt das Ohrbläschen; die Bildungsweise desselben hat einige Aehnlichkeit mit derjenigen des Medullarrohrs, insofern es als eine solide Verdickung des Ektoderms entsteht und erst dann ein Lumen erhält, wenn es sich vom Ektoderm abgeschnürt hat[3]).

Es ist oben gezeigt worden, wie der solide Medullarstrang entsteht; es bleibt noch zu betrachten, wie sich die Höhlung des

1) Die Entwickelung des Gehirns der Knochenfische ist von Rabl-Rückhard (1882) genau beschrieben. — An Fig. 172 sieht man über dem Auge das Mittelhirn, dahinter folgend das Hinterhirn, neben letzterem das Ohrbläschen.

2) In der Region des vierten Ventrikels wird zur Zeit des Schlusses der Medullaranlage eine Segmentirung wahrnehmbar, indem die Wand dieses Hirnteils jederseits 5 hinter einander folgende Verdickungen zeigt; die letzten derselben befinden sich in der Gegend des Ohrbläschens (Kupffer, Henneguy). Um die Zeit, wenn die Umwachsung des Dotters vollendet wird, ist (bei der Forelle) die genannte Segmentirung am deutlichsten zu sehen. — Neuerdings hat Hill (1900) die Segmentirung des Teleosteerhirns beschrieben; er unterscheidet 11 Abschnitte, von welchen 3 dem Vorderhirn, 2 dem Mittelhirn angehören; der sechste bildet das Kleinhirn, und die übrigen 5 liegen in der Wand des vierten Ventrikels (Fig. 172).

3) Wie bei der Bildung des Medullarkiels so ist auch bei der Anlage des Ohrbläschens die Deckschicht des Ektoderms nicht beteiligt. — Bei marinen Teleosteern entsteht das Ohrbläschen durch eine grubenförmige Einsenkung des Ektoderms, über welche die Deckschicht glatt hinweggeht. — Wilson (1891) beobachtete bei Serranus atrarius, daß das Ohrbläschen zusammen mit dem Kiemen-Sinnesorgan und mit der Anlage der Seitenlinie aus einer gemeinsamen rinnenartigen Einsenkung des Ektoderms hervorgeht.

Medullarrohrs bildet. Da der Medullarstrang eine geschlossene Falte darstellt, deren beide auf einander folgende Blätter freilich an der Berührungsfläche nicht scharf von einander gesondert sind, so ist es unschwer zu verstehen, daß jetzt die Zellen in der Wand des Medullarrohrs sich in zwei deutliche epitheliale Schichten ordnen, welche median nicht mehr mit einander in Verbindung stehen; zwischen den beiden Blättern tritt dann ein trennender Spaltraum auf, welcher sich späterhin zu dem Lumen des Medullarrohrs erweitert [1]). Die beiden dicken seitlichen Epithelschichten des Medullarrohrs gehen oben und unten durch ein dünnes, einschichtiges Epithel in einander über (Fig. 174). — Das Lumen des Medullarrohrs erscheint zuerst in den Augenblasen und in der Vorderhirnregion, und schreitet seine Bildung von da nach hinten fort. Zur Zeit, wenn die Umwachsung des Dotters nahezu vollendet ist, wenn also noch ein kleiner Blastoporus besteht, ist das Medullarrohr in seinem Gehirnteil schon mit weitem Lumen versehen, im mittleren Teil mit schmalem spaltförmigem Lumen, im hinteren Teil des Körpers aber noch solid.

Darmepithel und Chorda

beim Lachs und bei der Forelle.

Die wichtigsten Arbeiten sind diejenigen von Oellacher (1873), Goronowitsch (1885), Henneguy (1888).

Aus der unteren Schichte entstehen die Mesodermstreifen, die Chorda und das Darmepithel [Enteroderm [2]]. Da bei den Knochenfischen die Keimblätter dicht auf einander liegen und die einzelnen Organanlagen nicht durch Spalträume von einander getrennt sind, sondern ihre Grenzen nur aus der Anordnung der Zellen sich erkennen lassen, so ist es hier besonders schwierig, den Bildungsmodus dieser Teile genau zu erkennen; man kann nur die eintretende Sonderung constatiren. Ein medianer Teil der unteren Schichte stellt die Anlage der Chorda dar, und ein dünnes Blatt, welches von der unteren Schichte an ihrer Unterfläche sich abtrennt, repräsentirt das Enteroderm (Fig. 166 und 167).

Die Chordaanlage und das Enteroderm gehen ohne irgendwelche Abgrenzung in einander über. Sobald sich die Chorda und das Enteroderm gemeinsam von dem übrigen Teil der unteren Schichte getrennt haben, ist der letztere als Mesoderm zu bezeichnen; durch den Medullarkiel und durch die Chorda ist das Mesoderm in 2 seitliche Streifen, die Mesodermstreifen geschieden. Dieselben haben eine dreieckige Form; die kürzeste Seite des Dreiecks ist gegen den Medullarkiel und die Chorda gekehrt, die obere lange Seite desselben ist gegen

1) Oellacher (1873) hat angegeben, daß die centralen Zellen der Medullarrohranlage zerfallen und daß an deren Stelle das Lumen erscheine; nach den Beobachtungen der späteren Autoren (Henneguy u. A.) findet ein Zerfall von Zellen nicht statt. — Die mechanische Ursache des Hohlwerdens darf wohl darin gesehen werden, daß die Cylinderzellenschichte der Wand des Medullarrohrs wächst und folglich bestrebt ist, nach den Seiten hin auszuweichen, da sie nach oben und nach unten sich nicht über ein gewisses Maß ausdehnen kann.

2) Die untere Schichte kann als primäres Entoderm bezeichnet werden. Secundäres Entoderm oder Enteroderm (nach Goette) ist derjenige Teil der unteren Schichte, welcher das Epithel des Darmes und seiner Drüsen bildet.

das Ektoderm, und die untere lange Seite gegen das Enteroderm und die Dotterkugel gewendet (Fig. 173).

Das Enteroderm ist zur Zeit seiner Sonderung großenteils 2 oder 3 Zellen dick und nahezu ebenso breit wie die ganze untere Schichte. Während der Körper des Embryo in die Länge wächst, wird das Enteroderm in der Kiemengegend, in der Oesophagusgegend und im größten Teil des Rumpfes auf eine einzige Zellenlage reducirt; indem die Mesodermstreifen nach den Seiten an Ausdehnung zunehmen, bleibt das Enteroderm im Breitenwachstum im Vergleich zu demselben zurück, und bald erscheinen die Mesodermstreifen viel breiter als das Enteroderm.

Nachdem sich die Chordaanlage und das Enteroderm vom Mesoderm gesondert haben, wird auch die Trennung zwischen Chordaanlage und Enteroderm bemerkbar; man kann also sagen, daß die Chorda in ähnlicher Weise wie beim Frosch durch Abspaltung vom Enteroderm gebildet wird[1]).

Die Differenzirung der unteren Schichte in Mesoderm, Enteroderm und Chorda zeigt sich zuerst im Rumpfteile des Embryo (im Stadium der Fig. 166); in der vorderen Hälfte des Embryonalkörpers und im hintersten Teile desselben (also in der Nähe der Randknospe) ist sie nicht zu bemerken. Im nächsten Stadium ist diese Differenzirung auch im Bereich des Kopfes aufgetreten; am Hinterende aber bleibt noch lange Zeit ein Zusammenhang der Chorda, des Enteroderms und des Mesoderms bestehen, indem diese Anlagen in dem Randknopf zusammenfließen, wie dies unten besprochen werden wird.

Da eine Gastralhöhle nicht vorhanden ist, so liegt das Enteroderm dem Dotter direct auf (Fig. 173); wenn eine Gastralhöhle vorhanden wäre, so würde sie natürlich zwischen dem Enteroderm und dem Periblast liegen. Vergleicht man den Querschnitt eines Knochenfischembryo mit demjenigen eines Amphibienembryo und denkt man, daß

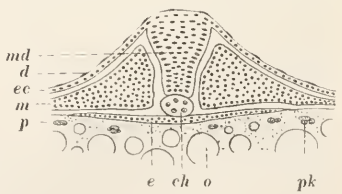


Fig. 173. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines Knochenfischembryo, ungefähr im Stadium der Fig. 165. Bei der Kleinheit der Figur sind die Zellgrenzen nicht gezeichnet, sondern nur die Kerne der Zellen.

ch Chorda, *ec* Ektoderm, *e* Enteroderm (Darmepithel), *d* Deckschicht des Ektoderms, *m* Mesoderm, *md* Medullaranlage, *o* Oeltropfen, *p* Periblast, *pk* Periblastkerne.

bei dem ersteren eine Gastralhöhle unter dem Enteroderm vorhanden wäre, so ergiebt sich klar, daß der Periblast zusammen mit dem Dotter der Masse der Dotterzellen entspricht, welche bei dem Amphibienembryo die ventrale Wand des Darmkanals bildet, und daß das

1) Die Chordaanlage zeigt eine concentrische Anordnung der Zellen. — Nach Oellacher (1873) geht die Chorda gemeinsam mit dem Medullarkiel aus einem medianen Zellenstrange, dem „Achsenstrang", hervor, in welchem die Zellen sozusagen in concentrischen Kreisen liegen. In der That ist in gewissen Stadien während der Bildung des Medullarkiels ein solches Bild vorhanden, daß man sich die Auffassung von Oellacher erklären kann, aber ich glaube, daß dieses Bild durch eigentümliche Druckverhältnisse veranlaßt wird, und daß in Wirklichkeit zwischen dem Medullarkiel und der Chorda stets eine Grenze vorhanden ist.

Enteroderm der Knochenfische dem übrigen (oberen) Teil der Wandung des Darmkanals des Amphibienembryo homolog ist. Es wird sich aber zeigen, daß bei den Knochenfischen in Folge cänogenetischer Abänderung der Periblast mit der Dotterkugel von der Bildung des Darmkanals ausgeschlossen wird, und daß jene epitheliale Lamelle, welche als Enteroderm bezeichnet wurde, für sich allein den Darmkanal bildet.

Dies geschieht nach folgendem Schema. Das Enteroderm hebt sich median von dem Dotter ab, und in dem Maße, als dasselbe median aufsteigt, zieht es sich medianwärts zusammen und nimmt an Breitenausdehnung ab. Die mediane Enterodermfalte, zu deren Bildung schließlich das ganze Enteroderm verwandt wird, entbehrt des Lumens, und so ist die Anlage des Darmrohres eine solide und compacte. Wenn das ganze ursprünglich flach ausgebreitete Enteroderm sich zur Bildung der Darmanlage medianwärts zusammengezogen hat, wird das Darmrohr von der Dottermasse abgetrennt; dies geschieht dadurch, daß das Mesoderm und zwar die Seitenplatten unter der Darmanlage medianwärts sich vorschieben und zwischen das Darmrohr und die Dotterkugel eindringen. Nur in der Gegend der Leber unterbleibt dieser Vorgang, und die sich entwickelnde Leber liegt unmittelbar auf der Dotterkugel [1]).

Von Einzelheiten der Bildung des Darmkanals möchte ich Folgendes hervorheben. Im Kopfteil wird die Kiemenhöhle angelegt, indem das Ektoderm jederseits eine aufwärtsgehende Falte bildet, welche durch das Mesoderm hindurchwächst und an mehreren Stellen an das Ektoderm

Fig. 174.

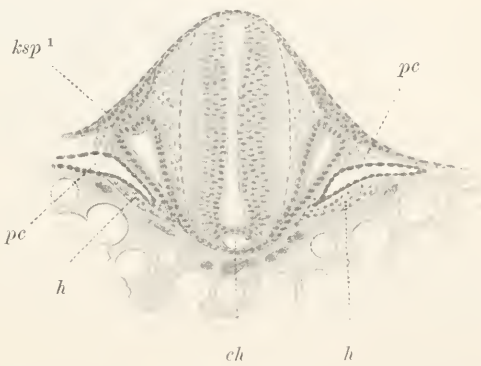


Fig. 174. Querschnitt durch einen Embryo des Lachses, zur Zeit, wenn das Blastoderm $^3/_4$ der Dotterkugel umwachsen hat. Der Schnitt geht durch die Herzgegend und trifft die Anlage der 1. Kiemenspalte. — Vergr. 78 mal.

ch Chorda, *h* Zellen der Herzanlage, *pc* Pericardialhöhle, *ksp* 1 1. Kiemenspalte. Unter dem Embryo sieht man den Periblast mit Periblastkernen und Oelkugeln.

Fig. 175.

Fig. 175. Querschnitt durch einen älteren Embryo des Lachses (zur Zeit des Schlusses des Blastoporus). Der Schnitt trifft die Herzanlage und den Kiemendarm zwischen der 1. und der 2. Kiemenspalte. — Vergr. 78 mal.

d Kiemendarm, *h* Herzhöhle, *k* Periblastkerne, *pc* Pericardialhöhle.

1) Demnach hat die Dotterkugel bei den Knochenfischen keinen Anteil an der Bildung des Darmes. Die Entstehung des Darmkanals bei den Knochenfischen ist

herantritt (Fig. 174); an diesen Stellen entsteht später eine Verschmelzung des Ektoderms und des Entoderms und der Durchbruch einer Kiemenspalte. Die von den beiden seitlichen Falten gebildete Anlage der Kiemenhöhle wird gegen den Periblast hin dadurch abgeschlossen, daß der untere Rand des äußeren Blattes der Falten medianwärts vordringt und schließlich mit dem entsprechenden Rande der anderen Seite sich verbindet (Fig. 174); so wird die Anlage des Kiemendarmes vollendet, und alsbald drängen sich die Seitenplatten medianwärts unter den Kiemendarm vor, und die Pericardialhöhlen breiten sich unter demselben aus, zwischen sich die Anlage des Herzens einschließend, Der Kiemendarm hat zu dieser Zeit die Gestalt eines plattgedrückten Rohres; das Lumen erscheint zuerst in den seitlichen Teilen desselben (Fig. 175).

Bei dem hinter der Kiemengegend folgenden Darmabschnitt zieht sich das Enteroderm zu einer median aufsteigenden soliden Anlage zusammen; die äußerste Zellenschicht, welche offenbar bei dieser Bewegung die Führung hat, zeigt in ihrem Habitus sehr deutlich, daß die Anlage durch eine aufwärtsgehende Faltenbildung entsteht (Fig. 176).

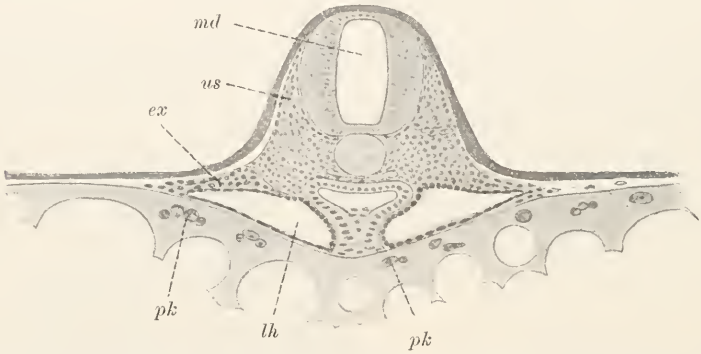


Fig. 176. Querschnitt durch den Embryo des Lachses, bei welchem der Blastoporus sich geschlossen hat. Der Schnitt geht durch den vordersten Rumpfteil und trifft den Vorderdarm und die Anlage der vorderen Extremität. *md* Medullarrohr, *us* Ursegment, *ex* Mesenchymmasse, welche die erste Anlage der vorderen Extremität darstellt, *lh* Leibeshöhle, *pk* Periblastkerne.

In der Gegend der Leber ist die solide Darmanlage am mächtigsten entwickelt. — In dem mittleren und hinteren Rumpfteile erfolgt die Bildung des Darmrohres nicht so früh wie in dem vorderen Rumpfteile und zeigt sich auch weniger deutlich. Etwas später aber bemerkt man, daß das Enteroderm, welches als einschichtige Lage unter dem Mesoderm liegt, in der Mitte eine aufsteigende Falte bildet (Fig. 193). Indem das ganze Enteroderm medianwärts zusammengeschoben wird, geht aus dieser Falte ein Rohr hervor, welches des Lumens noch ent-

folglich eine ganz ähnliche wie bei den Selachiern und bei den Amnioten: das Enteroderm, welches durch einen Faltungsproceß den Darmkanal gebildet hat, schnürt sich von vorn her und von hinten her von der Dotterkugel ab, bleibt aber in der Gegend der Leber, an der Stelle, wo bei Selachiern und Amnioten der sogenannte Dotterstiel besteht, noch einige Zeit mit dem Darmkanal in Berührung. Ein Dottergang kommt aber nicht zur Ausbildung. Der Dotter kann also nicht in den Darm übertreten. Die Resorption des Dottersackes findet allmählich statt, indem gelöste Dottersubstanz in die Gefäße des Dottersackes diffundirt.

behrt (Fig. 192) und unter dem dann die Seitenplatten median zur Vereinigung kommen. — In dem hintersten Teile des Körpers, in welchem die intermediäre Zellmasse fehlt, zieht sich das Enteroderm zu einer medianen soliden Leiste zusammen: am hinteren Ende derselben entsteht die KUPFFER'sche Blase (p. 199).

Bei einem Lachsembryo, der 2 Tage nach Schluß des Blastoporus conservirt worden war und bei welchem der Schwanzteil schon frei hervorstand, war die Entstehung des Darmkanals bis zu folgender Entwickelungsstufe gediehen: der Kiemendarm bot noch das Bild eines flachgedrückten Rohres, der Oesophagus- und Magenteil des Darmkanals besaß ein schmales Lumen, in der Lebergegend, wo die Darmanlage am massigsten war, erschien dieselbe compact, während der folgende Darmteil bis in die Nähe des Afters ein niedriges, spaltförmiges Lumen zeigte und hinter dem After ein solider, strangartiger Schwanzdarm folgte[1]).

Von den späteren Veränderungen des Darmkanales mag noch Folgendes hervorgehoben werden.

Es brechen 5 Kiemenspalten durch (Fig. 177), aber die erste Kiemenspalte, welche dem Spritzloch der Selachier und Ganoiden entspricht, bleibt nicht erhalten, sondern verschließt sich. An dem hinter dem Spritzloch liegenden Kiemenbogen, dem Hyoidbogen, entwickelt

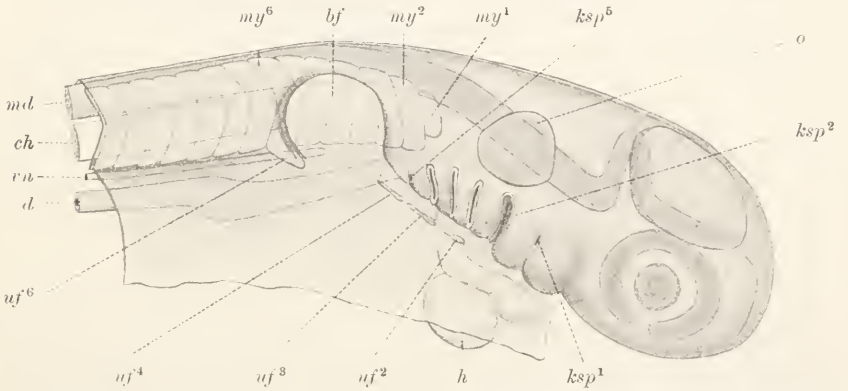


Fig. 177. Kopf eines Lachsembryo von 8 mm Länge. (Nach HARRISON 1895.) *bf* Brustflosse, *ch* Chorda, *d* Darm, *h* Ventrikel des Herzens, ksp^1 1. Kiemenspalte (Spritzloch, später verschwindend), ksp^2 2. Kiemenspalte (später 1.), ksp^5 5. Kiemenspalte (später 4.), *md* Medullarrohr, my^1 1. Myotom (später verschwindend), my^2 1. bleibendes Myotom, my^6 6. Myotom, *o* Ohrbläschen, uf^2—uf^6 ventrale Ursegmentfortsätze des 2.—6. Segments, *vn* Vornierengang.

1) Beiläufig will ich erwähnen, daß durch die ganze Länge des Rumpfes und auch im Bereich des Schwanzdarmes sich eine Hypochorda gebildet hat. Diese ist ein schmaler, dünner Strang, welcher in dem eben erwähnten Stadium gerade unter der Chorda liegt und sich derselben dicht anschmiegt. Die Hypochorda entsteht aus Zellen des Enteroderms, welche sich von der aufsteigenden Darmfalte ablösen, aber dann durch das zwischentretende Mesoderm vom Darm getrennt werden. Genaueres über die Bildung der Hypochorda bei Teleostiern findet man in der Schrift von FRANZ (1897). Nach dessen Angaben findet die Differenzirung der Hypochorda nicht gleichmäßig im ganzen Verlaufe des Darmstranges statt, sondern ihre Anlage ist vom 5.—14. Segment deutlich segmental, und bleiben einige Zeit segmentale Brücken in ähnlicher Weise wie bei den Amphibien.

sich ein großer Kiemendeckel, welcher bald alle übrigen Kiemenspalten und Kiemenbögen überdeckt (Taf. I, Fig. 7). Am äußeren Rande der 4 echten Kiemenbögen entstehen je 2 Reihen von Kiemenblättchen.

Hinter dem breiten Kiemendarm folgt der Oesophagus; an diesem ist die Bildung der Schwimmblase bemerkenswert. Es entsteht nämlich am hinteren Teil desselben dorsal eine Ausstülpung der Wand (Fig. 178). Dieselbe wächst nach hinten, und der hintere Teil erweitert sich zur Schwimmblase, während der vordere Teil den Luftgang darstellt (Fig. 179 u. 180).

Die Leber ist, wie schon gesagt, in ihrer ersten Anlage nur dadurch erkennbar, daß die solide Darmanlage an der Stelle der Leberbildung besonders groß und hoch ist. Nachher schnürt sich die Leberanlage deutlicher von der Darmanlage ab: sie befindet sich an der Unterseite derselben und schiebt sich mehr und mehr nach der rechten

Fig. 178.

Fig. 179.

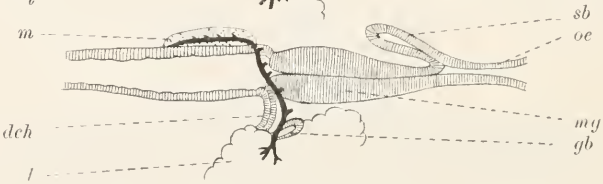


Fig. 180.

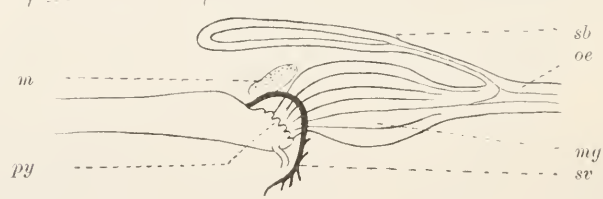


Fig. 178—180. Der mittlere Teil des Darmkanals des Lachses auf 3 Entwickelungsstufen.

Fig. 178. Darm eines Lachsembryo von 14,5 mm Länge. *sb* Schwimmblasenbucht, *sv* Subintestinalvene (über den Darm von links nach rechts zur Leber gehend), *l* Leber, *gb* Gallenblase.

Fig. 179. Darm eines Lachsembryo von 25 mm Länge (Stadium des Ausschlüpfens). *oe* Oesophagus, *mg* Magen, *dch* Ductus choledochus, *m* Milzanlage.

Fig. 180. Darm eines Lachsembryo von 30 mm Länge. *py* Anlage der Appendices pyloricae. Die anderen Bezeichnungen wie oben.

Seite hinüber. Aus dem mit dem Darm zusammenhängenden Verbindungsteil entsteht der Ductus choledochus[1]), der übrige Teil der Anlage bringt zahlreiche Leberkanälchen hervor. Zur Zeit des Ausschlüpfens liegt die Leber an der rechten Seite des Embryo auf dem Dottersack (Taf. I, Fig. 7*h*), wenn der Dottersack kleiner wird, rückt sie an das Vorderende desselben. — Das Pankreas entsteht aus 3 Anlagen, welche aus der Darmanlage hervorsprossen zu der Zeit, wenn die

1) Die Gallenblase bildet sich als eine Ausstülpung am Gallengang.

Leberanlage sich von dem Darm abschnürt. Die erste Pankreasanlage entsteht dorsal gerade gegenüber der Leberanlage, sie bildet die Hauptmasse des Pankreas und den Canalis Santorini, der aber bald wieder verschwindet. Die beiden anderen Pankreasanlagen nehmen ihren Ursprung ventral an dem Ductus choledochus an der Stelle, wo er aus dem Darm tritt; sie entstehen etwas später als die dorsale Anlage, erzeugen einen kleineren Teil des Pankreas und haben 2 Ausführungsgänge, die sich zum Ductus Wirsungianus vereinigen; die ventrale Masse des Pankreas verbindet sich auf der rechten Seite des Darmes mit der dorsal entstandenen Masse, und der Ductus Wirsungianus wird zum Ausführungsgang für das ganze Pankreas [1]). — Das Pankreas sendet streifenförmige Fortsätze aus, welche längs des Magens und längs des Darmes sich hinziehen und welche später von Fett durchsetzt und teilweise von Fett eingehüllt werden [2]).

Der Darmkanal erfährt einige Zeit nach dem Ausschlüpfen der Embryonen in Folge zunehmenden Längenwachstums eine S-förmige Krümmung. Die eine Biegung erfolgt am Magen, eine kurze Strecke vor dem Pylorus, die andere Biegung liegt eine kurze Strecke hinter dem Pylorus; in Fig. 180 ist der Beginn der Biegung am Magen schon zu sehen. Die genannte Krümmung bringt Lageveränderungen der Milz und der Pankreaslappen mit sich. Die Milz, welche über dem Anfangsteil des Darmes entstanden ist, wo die Subintestinalvene über den Darm hinweggeht (Fig. 179), kommt an das hinterste Ende des Magens (hinter die Biegungsstelle desselben) zu liegen [3]).

Am Pylorus wachsen aus dem Anfangsteil des Darmes die Appendices pyloricae hervor (Fig. 180); sie entstehen als schlauchartige Ausstülpungen der Schleimhaut.

In das Ende des Darmes nahe an der Afteröffnung mündet die Harnblase ein. Secundär entsteht dann eine Trennung, so daß später der Porus des Excretionssystems hinter dem After liegt (Taf I, Fig. 7).

Das Hinterende der Embryonalanlage,

Randknopf, Kupffer'sche Blase, Bildung des Schwanzes.

Die wichtigsten Publicationen sind diejenigen von Oellacher (1873), Henneguy (1888), Schwarz (1889), H. V. Wilson (1891). Kopsch (1898 u. 1900).

Die Vorgänge am Hinterende des Embryonalkörpers und die Bildung des Schwanzes müssen mit besonderer Aufmerksamkeit betrachtet werden. Die vorliegende Darstellung bezieht sich auf die Salmoniden, speciell auf den Lachs, doch sind die Vorgänge bei den anderen Knochenfischen ganz ähnlich.

Wenn die Medullarplatte sich einzufalten beginnt und die Anlage des Körpers des Embryo an der Oberfläche der Keimscheibe hervortritt, zeigt sich am Hinterende des Embryo ein rundes, schwach gewölbtes Gebilde, welches ein wenig über die kreisförmige Peripherie

1) Die Entwickelung des Pankreas der Forelle ist von Stöhr (1893), Göppert (1893) und von Laguesse (1894) beschrieben worden.

2) Die Verteilung des Pankreas und die Lageveränderungen seiner Teile sind complicirt und können hier nicht dargestellt werden. Ich verweise auf die Arbeiten von Laguesse; ein Referat über dieselben habe ich ich im Zoolog. Centralblatt 1894 gegeben.

3) Die Milz der Teleosteer entsteht aus dem Mesoderm, speciell aus dem Mesenchym im Mesenterium des Darmes (Laguesse 1894).

der Blastodermscheibe nach hinten hervorragt. Ich nenne dasselbe den Randknopf[1]). Wie die Fig. 181, 182, 165 u. 185 zeigen, sieht man den Randknopf in allen Stadien, bis zu der Zeit, wenn die Umwachsung

Fig. 181.

Fig. 182.

Fig. 181. Blastoderm der Forelle mit Embryonalschild und Randknopf. Vergr. 15mal. (Nach Kopsch.)

Fig. 182. Aelteres Blastoderm der Forelle mit stärker hervortretender Embryonalanlage (stärkerer Erhebung der Medullarplatte). Vergr. 15mal. (Nach Kopsch.)

des Dotters vollendet ist[2]); dann fließt mit demselben der Randwulst zusammen, welcher die Dotterkugel umwachsen und hinter der Anlage des Körpers des Embryo sich zusammengezogen hat (Fig. 185), und darauf geht aus der Verschmelzung des Randknopfes und des Randwulstes die Anlage des Schwanzes hervor.

Da der Randknopf am Hinterrande des Blastoderms entsteht, wo das Ektoderm in die untere Schichte sich umschlägt, so besteht in demselben von Anfang an ein continuirlicher Zusammenhang des Ektoderms

Fig. 183. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Embryo von Salmo salvelinus im Stadium mit 10 Urwirbeln. Man sieht den Randknopf und die Kupffer'sche Blase. (Nach H. Virchow, 1895.) *Ch* Chorda, *R* Medullarkiel, *E* Enteroderm, *W* Randknopf. Bei *C.n.* oder etwas davor ist die Stelle des Canalis neurentericus zu denken.

1) Oellacher nennt dasselbe die Schwanzknospe, His die Randknospe, H. Virchow den Endwulst. Die Bezeichnung Schwanzknospe könnte zu dem Irrtum Veranlassung geben, daß dieses Gebilde für sich allein die Anlage des Schwanzes sei; wie oben ausgeführt werden wird, entsteht der Schwanz erst dann, wenn sich diese „Schwanzknospe" beim Schluß der Umwachsung mit dem ganzen Randwulst vereinigt hat.

2) Die Figuren lassen deutlich erkennen, daß der Randknopf allmählich an Größe abnimmt.

mit der unteren Schichte. Indem die Bildungsvorgänge des Medullarrohres von vorn her an den Randknopf herantreten, setzt sich die Bildung des Medullarkiels in den Randknopf hinein fort. Bald kann man den Medullarkiel bis zum Hinterende des Randknopfes verfolgen; jedoch ist er im letzten Teil seines Verlaufes nach unten gegen die untere Schichte nicht abgegrenzt und fließt am Hinterende des Randknopfes mit der unteren Schichte vollständig zusammen. Auch die Differenzirung in der unteren Schichte, welche, wie oben gesagt wurde, im Rumpfteile beginnt, geht nur langsam auf den Randkopf über. Während die Bildung des Medullarkiels in den Randknopf hinein fortschreitet, folgt ihr die Sonderung der Chorda[1]; jedoch reicht stets die Anlage des Medullarkiels etwas weiter nach hinten als diejenige der Chorda. —

Im Stadium der Fig. 182 gehen alle Anlagen (Medullarrohr, Chorda, Mesodermstreifen, Enteroderm) an ihrem Hinterende ohne irgendwelche Abgrenzung in die undifferenzirte Zellmasse des Randknopfes über.

Die Sonderung des Enteroderms in dem Randknopf geht zusammen mit der Bildung der Kupffer'schen Blase[2]. Diese ist eine kleine Höhle, welche im vorderen Teil des Randknopfes entsteht, zu der Zeit, wenn die Umwachsung über ein Drittel oder nahezu die Hälfte der Dotterkugel sich erstreckt. Die Kupffer'sche Höhle ist an ihrer Decke und an ihren Seitenwänden von einem deutlichen Cylinderepithel begrenzt, welches aber in der Nähe des Bodens nicht mehr von den anstoßenden Zellmassen abgegrenzt werden kann, welche dem Hinterende der Mesodermstreifen angehören; eine dünne Zellenschicht, welche ebenfalls mit den anstoßenden undifferenzirten Zellenmassen zusammenfließt, bildet den Boden der Höhle[3]. Es zeigt sich weiterhin,

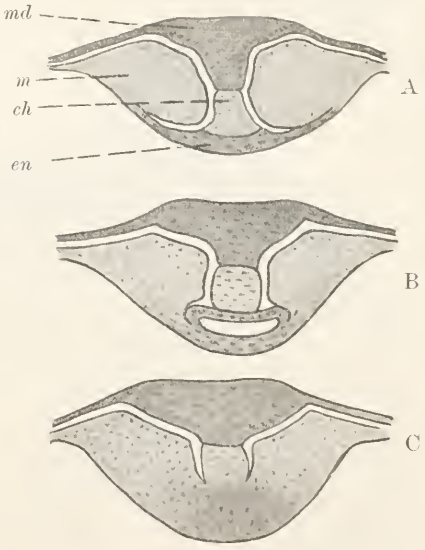


Fig. 184 A—C. 3 Querschnitte durch das Hinterende eines Lachsembryo zur Zeit, wenn die Keimscheibe $^3/_4$ der Dotterkugel umwachsen hat. — A vor der Kupffer'schen Blase, B durch die Kupffer'sche Blase, C hinter derselben. (Nach D. Schwarz 1889.) *md* Medullaranlage, *m* Mesoderm, *ch* Chorda, *en* Enteroderm.

1) Die Anlage des Medullarkiels zusammen mit derjenigen der Chorda zeigen die concentrische Anordnung der Zellen, welche Oellacher (1872) veranlaßte, diese beiden Anlagen unter dem Namen „Achsenstrang" zusammenzufassen (vergl. p. 192).

2) Man sieht die Kupffer'sche Blase an den Fig. 183, 184, 187 u. 188.

Die Blase wurde zuerst von Kupffer erwähnt (1866 und 1868), vorher schon von Coste und von Lereboullet abgebildet. Seither ist sie von vielen Autoren beschrieben worden. Kopsch (1900) hat die ganze bezügliche Litteratur und die verschiedenen Ansichten der Autoren übersichtlich zusammengestellt.

3) Bei marinen Teleosteern, bei welchen die Embryonen ärmer an Zellen sind, hat die Kupffer'sche Blase zur Zeit ihrer Entstehung unten keine eigene Wand, so daß sie unten von dem Periblast begrenzt wird. Die Höhle entsteht deutlich durch eine Aufwölbung des Enteroderms. Sie erhält dann eine ventrale Wand dadurch, daß die Zellen von den Seiten her sich unter die Höhle vorschieben (H. V. Wilson 1891).

daß die Wand der KUPFFER'schen Höhle die continuirliche Fortsetzung des Enteroderms darstellt, daß also die Höhle am Hinterende der Darmanlage (speciell am Ende des postanalen Darmabschnittes) gelegen ist [1]).

Betrachten wir die Querschnitte durch den Randknopf eines Lachsembryo, bei welchem die Umwachsung des Dotters nahezu beendet ist (wie bei Fig. 185). In der Nähe des Randknopfes hört die Reihe der Ursegmente auf, und die noch unsegmentirten Hinterenden der Mesodermstreifen treten in den Randknopf ein; mit denselben tritt an den Randknopf die Enterodermleiste heran (Fig. 184 A), und diese compacte Darmanlage geht in dem Randknopf in das Epithel der KUPFFER'schen Höhle über, welche als (frühzeitig hohl gewordener) Endteil der Darmanlage aufzufassen ist (Fig. 184 B): das Epithel dieser Höhle ist an ihrem unteren Teile und an der hinteren Wand

Fig. 185.

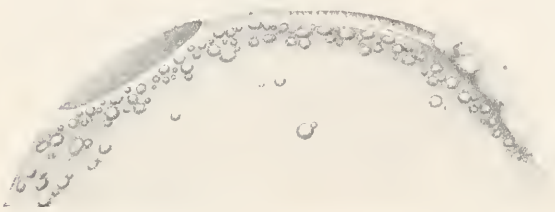


Fig. 186.

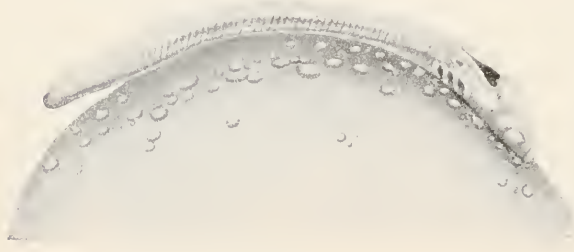


Fig. 185 u. 186. Embryonen der Forelle, von der Seite gesehen. (Nach KOPSCH 1898.) — Vergr. 20mal.

Fig. 185. Stadium kurz vor Beendigung der Umwachsung. Hinter dem Embryo sieht man das Dotterloch, am Ende des Embryo den Randknopf.

Fig. 186. Stadium nach Beendigung der Umwachsung. Der Schwanz wächst hervor.

mit dem Mesoderm verschmolzen. Hinter der KUPFFER'schen Höhle fließt auch die Chorda mit der übrigen Zellmasse zusammen (Fig. 184 C): das Medullarrohr ist noch einige Schnitte weit zu verfolgen und verliert dann im hintersten Teile des Randknopfes ebenfalls seine Abgrenzung.

Während die eben besprochenen Vorgänge in dem Randknopf

1) Da der Schwanzdarm der Teleosteer, abgesehen von der KUPFFER'schen Höhle, kein Lumen zeigt und auch kein offener Canalis neurentericus existirt, so kann es auffallen, daß das Hinterende des Schwanzdarmes bei den Teleosteern eine so bedeutende und früh erscheinende Erweiterung besitzt; es kommt dabei noch in Betracht, daß die KUPFFER'sche Blase bei allen bisher untersuchten Knochenfischen in beträchtlicher Größe entwickelt ist. Ich möchte daher vermuten, daß derselben eine physiologische Bedeutung in der Hinsicht zukommt, daß durch dieselbe die Nahrungszufuhr und der Stoffwechsel für die Zellen des Randknopfes erleichtert wird, in welchem ja stets eine lebhafte Zellteilung stattfindet. Es spricht zu Gunsten dieser Hypothese, daß im Dotter unter der KUPFFER'schen Höhle stets eine Anzahl Periblastkerne liegen, und daß die Dottersubstanz hier sehr häufig Vacuolen und mancherlei Zeichen reger Resorption erkennen läßt.

sich vollzogen haben, ist die Umwachsung des Dotters beendet worden, und es kommt jetzt der Randwulst des Umwachsungsrandes mit dem Randknopfe zur Verschmelzung. Der Blastoporus verschwindet spurlos. Jetzt sieht man die Anlage des Schwanzes hervortreten: sie geht aus der Verschmelzung des Randknopfes und des Randwulstes hervor. Mit der Masse der undifferenzirten Zellen, welche in dem Randknopfe hinter der KUPFFER'schen Höhle lag, kommt die Zellmasse zur Vereinigung, welche durch die Zusammenziehung des Randwulstes herbeigebracht wird. Wir haben es weiterhin mit einer einzigen undifferenzirten Zellmasse zu thun, welche hinter der KUPFFER'schen Höhle liegt und sich auch unter die KUPFFER'sche Höhle vorschiebt; die beiden Mesodermstreifen und das Medullarrohr enden in derselben und verlängern sich auf Kosten derselben, während der Schwanz in die Länge wächst. Diese Zellmasse kann man den Schwanzknopf nennen (Fig. 188). — Derselbe entspricht dem Primitivstreifen der Amphibien, welcher durch Verschmelzung der seitlichen Blastoporuslippen entsteht.

Fig. 187 A—D zeigen Querschnitte durch das Hinterende eines Embryo, bei welchem die Umwachsung beendet ist und die Schwanzknopf hervortritt. Gehen wir von vorn nach hinten, so sehen wir

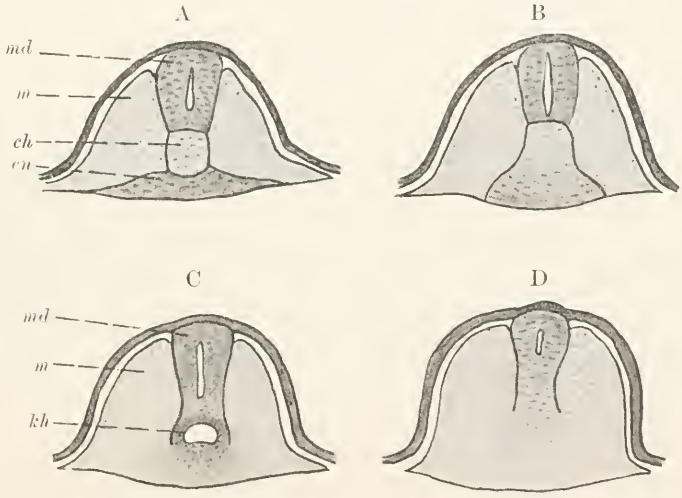


Fig. 187 A—D. 4 Querschnitte durch das Hinterende eines Lachsembryo zur Zeit, wenn die Umwachsung der Dotterkugel beendet ist. — A Schnitt, welcher eine kleine Strecke vor dem Schwanzknopf liegt und den Schwanzdarm trifft, B kurz vor der KUPFFER'schen Blase, C durch die KUPFFER'sche Blase, D hinter derselben durch den Schwanzknopf. (Nach D. SCHWARZ 1889.) — *md* Medullarrohr, *m* Mesoderm, *ch* Chorda, *en* Enteroderm, *kh* KUPFFER'sche Blase.

beim Vergleich von Fig. A und B die Chorda mit dem Enteroderm zusammenfließen. Etwas weiter hinten erscheint die KUPFFER'sche Höhle (Fig. C), unter derselben geht das Enteroderm in die indifferente Zellmasse des Schwanzknopfes über. Auch das Medullarrohr fließt nach unten mit dieser Zellmasse zusammen (Fig. D).

Indem die Schwanzanlage in die Länge wächst, treten folgende

Veränderungen ein: die indifferente Zellmasse verkleinert sich, während die Mesodermstreifen, die Chorda und das Medullarrohr sich verlängern. Die KUPFFER'sche Höhle verliert ihr Lumen und verschwindet. Der zunächst vor derselben gelegene solide Teil der Darmanlage erweist sich als Schwanzdarm, da der After am vorderen Ende desselben zur Entwickelung kommt. Während der Schwanz an Länge zunimmt, zieht sich der Schwanzdarm zu einem dünnen Strange aus, welcher gleich hinter dem After sich am raschesten verdünnt und schwindet und am Hinterende des Schwanzes am längsten sich erhält. Der Schwanzdarm besitzt zu keiner Zeit ein deutliches Lumen, doch nehmen die Zellen eine epithelartige radiäre Gruppirung an.

Ein Canalis neurentericus ist bei Teleosteern nicht vorhanden; der Schwanzdarm endet mit der KUPFFER'schen Blase. Wenn ein Canalis neurentericus existirte, so müßte er von dieser aus aufsteigen und würde, schief nach hinten verlaufend, die KUPFFER'sche Blase hinter dem Ende der Chorda mit dem Ende des Medullarrohrs verbinden. Da aber das Medullarrohr solid angelegt wird, so ist es keineswegs auffallend, daß ein offener Canalis neurentericus nicht vorkommt. Ein Canalis neurentericus, welcher kein Lumen besitzt, kann wohl theoretisch gedacht werden, aber ist

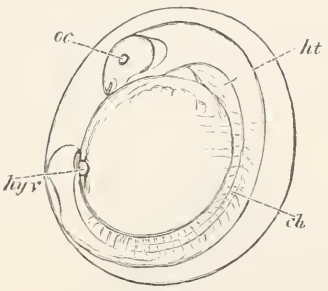


Fig. 188. Embryo des Herings in der Eihaut. Die Umwachsung des Dotters ist beendet und der Schwanzknopf gebildet. (Nach KUPFFER aus BALFOUR.) *oc* Auge, *ht* Pericardialhöhle, *ch* Chorda, *hyv* KUPFFER'sche Blase.

empirisch schwer nachweisbar und bei den Teleosteern nicht mit Sicherheit zu erkennen.

Die KUPFFER'sche Höhle ist in morphologischer Hinsicht offenbar der Erweiterung des Schwanzdarmes homolog zu setzen, welche BALFOUR (1878) bei den Selachiern an der Stelle beobachtete, wo der Schwanzdarm in den Canalis neurentericus übergeht (vergl. p. 147).

Die mesodermalen Anlagen.

Ursegmente, Seitenplatten, Flossenanlagen, Vorniere und Urniere, Gefäßanlagen.

Zur Einführung dienen die Arbeiten von OELLACHER (1873), H. E. ZIEGLER (1887), HARRISON (1895), SWAEN und BRACHET (1899).

Die folgende Beschreibung der Differenzirung in den Mesodermstreifen und der mesodermalen Organanlagen bezieht sich hauptsächlich auf den Lachs und die Forelle, da die Vorgänge bei diesen Knochenfischen am genauesten beobachtet sind. — Aus den Mesodermstreifen entstehen bei den Knochenfischen wie bei allen Wirbeltieren die Ursegmente und die Seitenplatten; bei manchen Knochenfischen (und zwar insbesondere auch beim Lachs und bei der Forelle) erscheint bei der Sonderung der Seitenplatten und der Ursegmente noch ein dritter Teil, die sogenannte intermediäre Zellmasse. — Die

Ursegmente werden späterhin hauptsächlich zur Bildung der segmentalen Musculatur verbraucht, liefern aber außerdem das Sklerotom, aus welchem die Wirbelsäule und auch das lymphoide Gewebe in der Urniere hervorgehen. Aus den Seitenplatten entsteht die epitheliale Auskleidung der Pericardialhöhle und der Peritonealhöhle. Die intermediäre Zellmasse bildet Gefäßanlagen.

Während der lateral gelegene Teil der Mesodermstreifen die Seitenplatten bildet, gehen aus dem medianen Teile derselben die Ursegmente hervor. Der für die letzteren bestimmte Teil der Mesodermstreifen hat eine ziemliche Dicke; die äußerste Zellenlage wächst von Strecke zu Strecke von oben her vertical herab und grenzt so die einzelnen Ursegmente ab[1]; jedes derselben erscheint sozusagen als ein von epithelial geordneten Zellen begrenztes und compact mit Zellen erfülltes Kästchen (Fig. 190). Die Bildung der Ursegmente beginnt eine kurze Strecke hinter dem Ohrbläschen und schreitet von da nach hinten fort (Fig. 177). Der hinterste Teil der Mesodermstreifen bleibt sehr lange Zeit unsegmentirt, obgleich hinten an der Reihe der bestehenden Segmente auf Kosten des unsegmentirten Teiles der Mesodermstreifen fortwährend neue Segmente gebildet werden: es ist dies dadurch möglich, daß die Mesodermstreifen an ihrem Hinterende durch Zellenvermehrung fortwährend wachsen und auch von dem Randknopf (später von dem Schwanzknopf) aus verlängert werden, in welchem stets lebhafte Zellvermehrung stattfindet.

Bei der Forelle sind zu der Zeit, wenn das Blastoderm die Dotterkugel zur Hälfte umwachsen hat (Fig. 165), 3—6 Ursegmente jederseits vorhanden, zur Zeit der Vollendung der Umwachsung etwa 21; im Ganzen entstehen 63—64 Ursegmente (H. Virchow 1895).

An demjenigen Teile der Mesodermstreifen, welcher im Kopfteile des Embryo liegt, hat kein Beobachter irgendwelche Spur von Segmentbildungen erkennen können; das Mesoderm des Kopfes (abgesehen von den Pericardialplatten) bleibt lange in indifferentem Zustande (Mesenchym) und erzeugt schließlich die Skeletteile, das Bindegewebe und die Muskeln des Kopfes.

Die Ursegmente werden größtenteils in Musculatur umgewandelt; die Bildung der ersten Muskelzellen findet an der medianwärts gelegenen Seite der Ursegmente in der Nähe der Chorda statt. — Wie bei allen Fischen erfahren die Ursegmente eine Knickung in der Weise, daß die Mitte des Ursegments nach vorn gerichtet ist, der obere und der untere Teil nach hinten (Fig. 189 u. Taf. I, Fig. 6).

An dem unteren Ende jedes einzelnen Ursegments entsteht das Sklerotom; es wächst nämlich aus dem untersten und hintersten Teile des Ursegments eine Zellmasse medianwärts hervor, deren Zellen den epithelialen Verband aufgeben und zu Mesenchymzellen werden. Dieselben bilden einen mesenchymatischen Streifen, welcher unter der Chorda sich hinzieht, und in welchem bald die Aorta erscheint; ferner dringen die Zellen des Sklerotoms zwischen der Chorda und dem Ursegment (Myotom) aufwärts vor und schieben sich dann auch an den Seiten des Medullarrohrs herauf[2]. Obgleich die Sklerotome ihrer Entstehung nach segmental sind, fließen sie doch zu einer unsegmentirten mesenchymatischen Masse zusammen, dem sogenannten

1) Eine genauere Darstellung dieses Vorganges findet man bei Swaen und Brachet (1899).

2) Man sieht die Sklerotome an Fig. 194 und 192.

skeletogenen Gewebe. In diesem entstehen die Teile des Skelets, also die Wirbel, die oberen Bögen, die unteren Bögen (Parapophysen, Pleurapophysen), die von denselben sich abgliedernden Rippen und außerdem die Fleischgräten [1]).

Die Ursegmente geben in die Flossenanlagen Fortsätze ab, welche einen Teil der Musculatur der paarigen und der unpaaren Flossen liefern (Fig. 189). Stets wird die Bildung der Flossen durch die Ent-

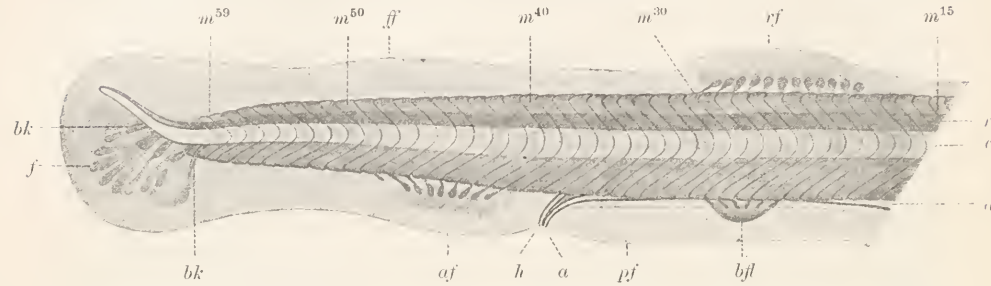


Fig. 189. Hinterer Teil eines Lachsembryo von 12,5 mm Länge. (Nach Harrison 1895.) *a* After, *af* Afterflosse, *bk* Basalknorpel der Schwanzflosse, *bfl* Bauchflosse, *c* Chorda, *d* Darm, *ff* Fettflosse, *f* Flossenstrahlen der Schwanzflosse, *h* Mündung der Harnblase, m^{15}, m^{30}, m^{40}, m^{50}, m^{59} Myotom 15, 30 etc., *pf* präanaler Flossensaum, *r* Rückenmark, *rf* Rückenflosse.

wickelung einer Hautfalte eingeleitet, in welche dann reichlich Mesenchym hineindringt, und nachher auch die genannten Fortsätze der Ursegmente („Muskelknospen") hineinwachsen [2]).

Aus den flachen seitlichen Teilen der Mesodermstreifen gehen die Seitenplatten hervor; die Zellen ordnen sich zu 2 einschichtigen epithelialen Blättern, zwischen welchen später ein Zwischenraum erscheint. — Derjenige Teil der Seitenplatten, welcher unter dem Kopfteil des Embryo liegt, bildet das Pericardium (Fig. 175); dasselbe beginnt hinter den Augenblasen und reicht bis zu der Stelle der ersten Ursegmente, welche eine kurze Strecke hinter dem Ohrbläschen gelegen ist.

---

1) Die Entstehung der Wirbelsäule der Teleosteer ist neuerdings von Scheel (1893) beschrieben worden.

2) Zuerst von allen Flossen entsteht die vordere Extremität. Die erste Anlage der Brustflosse besteht darin, daß sich unter dem Ektoderm eine Masse von Mesenchym bildet, welche größtenteils von der Somatopleura herstammt, aber medianwärts auch mit den Sklerotomen der ersten Ursegmente und mit dem unsegmentirten Mesoderm des Kopfes zusammenhängt; das Herauswachsen des Mesenchyms der Flossenanlage von der Somatopleura (Fig. 176) schreitet von vorn nach hinten vor, und es geht dem Herauswachsen des Mesenchyms eine Verdickung der Somatopleura vorher. Durch die massige Mesenchymentwickelung wird das Ektoderm wulstförmig gehoben; dasselbe bildet außerdem eine aufsteigende Längsfalte. Dann treten die Fortsätze der Ursegmente (von 5—6 Ursegmenten) an die Anlage der Extremität heran. Die hintere Extremität wird in ähnlicher Weise gebildet und erhält auch die Fortsätze von ungefähr 6 Ursegmenten (Fig. 189). Genaueres über die Entwickelung der Extremitäten findet man in den Publicationen von Boyer (1892), Corning (1894) und Harrison (1895). — Nach Harrison treten an der Brustflosse des Lachses die Fortsätze der Segmente 3—6 heran und bilden hauptsächlich die Muskeln am Ansatz der Brustflosse (Coraco-hyoideus u. a.).

Wenn die oben beschriebene Bildung des Kiemendarmes sich vollzogen hat, rücken die Pericardialplatten von beiden Seiten her medianwärts vor (vergl. Fig. 174 und 175); in der so entstehenden medianen Scheidewand der beiden Pericardialhöhlen liegt die Anlage des Herzens; vor der Herzanlage und hinter derselben schwindet die Scheidewand und fließen die beiden Pericardialhöhlen zu einem einzigen Hohlraum zusammen. — Das Herz bildet sich, wie eben gesagt, zwischen den beiden Pericardialhöhlen; es stellt anfangs einen vertical oder schief aufsteigenden Schlauch dar, welcher aus zwei Schichten besteht, der Muskelschicht und dem Endothel. Die Muskelschicht wird von den Pericardialplatten gebildet; das Endothel entsteht (zusammen mit einer Menge von mesenchymatischen Wanderzellen) aus einer kleinen Mesodermmasse, welche sich vom Mesoderm des Kopfes aus unter die Pericardialplatten vorschiebt (in früher Zeit, wenn die Pericardialhöhlen noch klein sind und noch nicht gegen die Medianebene vordringen, Fig. 174). In dieser Weise ist die Bildung des Herzens von Oellacher (1873), Ziegler (1887), Holbrook (1894), Swaen und Brachet (1899) beschrieben worden; die abweichenden Angaben einiger anderer Autoren glaube ich nicht erwähnen zu müssen.

Der im Rumpfe gelegene Teil der Seitenplatten bildet das Peritoneum; zwischen den beiden Blättern desselben erscheint die Peritonealhöhle (Leibeshöhle, Bauchhöhle): wenn das Darmrohr gebildet ist, dringt das Peritoneum dorsal und ventral von demselben medianwärts vor, und es entsteht ein oberes und ein unteres Mesenterium des Darmes; das letztere schwindet bald, so daß die beiden Peritonealhöhlen unter dem Darme zusammenfließen. Indem die Seitenplatten über die Dotterkugel herabwachsen, dehnt sich die Leibeshöhle lateralwärts aus; allmählich wird die ganze Dotterkugel von den beiden Blättern des Peritoneum umwachsen. Das untere Blatt desselben (Splanchnopleura) liegt der Dotterkugel auf, das andere (Somatopleura) schließt sich dem Ektoderm an (Fig. 192).

Beim Lachs und bei manchen anderen Knochenfischen gehen im Rumpfe des Embryo aus den Mesodermstreifen nicht allein die Seitenplatten und die Ursegmente hervor, sondern noch eine dritte Organanlage, nämlich die sogenannte intermediäre Zellenmasse. Wenn die Seitenplatten einerseits und die Ursegmente andererseits sich abgrenzen, so bleibt zwischen denselben ein undifferenzirter Zellstreifen, und diesen hat Oellacher (1873) die intermediäre Zellmasse genannt[1]). Ihre Bildung findet keineswegs in der ganzen Länge der Mesodermstreifen statt, sondern unterbleibt im vorderen Teile des Embryonalkörpers und im hintersten Teile desselben: späterhin zeigt sich, daß die intermediäre Zellenmasse in der Gegend der vorderen Extremitäten an der Vorniere beginnt und nach hinten bis nahe an den After reicht. Wenn die intermediäre Zellenmasse, wie oben gesagt

1) Neuerdings hat Sobotta dafür die Bezeichnung „subchordale Mesodermmasse", Felix den Namen „Venenstrang" gebraucht. — Es wird in der Litteratur darüber gestritten, ob die intermediäre Zellenmasse zu den Ursegmenten oder zu den Seitenplatten gehört. Da sie sich zwischen beiden bildet, scheinen mir beide Auffassungen möglich. Ich beschrieb die intermediäre Zellenmasse als eine mesenchymatische Anlage, welche phylogenetisch mit dem Mesenchym des Sklerotoms zusammenhängt. Ich verweise auf meine frühere Arbeit (1887). — Dagegen sehen Swaen und Brachet die intermediäre Zellmasse als einen Teil der Seitenplatten an.

wurde, gleichzeitig mit der Differenzirung der Ursegmente und der Seitenplatten zur Sonderung gekommen ist, schiebt sie sich medianwärts unter die Reihe der Ursegmente, so daß die Seitenplatten an die Ursegmente herantreten können (Fig. 190, 191 u. 193). Die intermediären Zellenmassen treten von beiden Seiten her medianwärts zusammen und verschmelzen zu einem einzigen medianen Zellenstrang (Fig 192 u. 194). Aus demselben geht dann hauptsächlich eine unter der Aorta gelegene mediane Vene (die Stammvene) hervor; die peripheren Zellen bilden die Wand der Vene, die inneren Zellen werden rote Blutkörperchen [1]). — Da die intermediäre Zellenmasse sich nicht bei allen Knochenfischen vorfindet und da nichts weiter als ein Gefäß aus derselben hervorgeht [2]), so braucht ihr bei der vergleichenden Betrachtung der Differentiation der Keimblätter keine große Bedeutung beigelegt zu werden; sie muß als eine bei einzelnen Knochenfischen in jüngerer Zeit entwickelte cänogenetische Erscheinung betrachtet werden. Es ist eine Gefäßanlage, welche sehr groß geworden ist, um recht viele Blutkörperchen zu

Fig. 190. Querschnitt durch das 5. Segment eines Embryo der Forelle (Trutta fario) mit 15 Ursegmenten. (Nach Swaen et Brachet.) *my* Ursegment (Myotom), *en* Enteroderm, *im* intermediäre Zellenmasse, *sp* Seitenplatten, *v* Vornierenanlage. Das Ektoderm ist weggelassen.

1) Die Stammvene ist eine große Vene, welche mitten durch die Urniere hindurchgeht, und welche den median vereinigten Cardinalvenen entspricht. Hinter der Vorniere spaltet sie sich in die beiden Cardinalvenen, welche seitlich unter der Vorniere hindurch zum Ductus Cuvieri gehen. — Genaueres über die embryonale Circulation und über die Blutbildung aus der intermediären Zellenmasse ist in meiner früheren Publication angegeben (1887). Auch über die theoretische Auffassung der Gefäßbildung habe ich früher meine Ansicht ausgesprochen (1889 und 1892). Die Bildung der Blutzellen in der intermediären Zellenmasse ist ein ähnlicher Vorgang, wie er an den Blutinseln bei Torpedo (vergl. p. 143) oder im Gefäßhof des Hühnchens vorkommt.

2) Beim Hecht habe ich beobachtet (1887), daß auch ein Teil der Aorta aus der intermediären Zellenmasse hervorgeht. Swaen und Brachet (1899) geben an, daß die intermediäre Zellenmasse bei der Forelle nicht erst hinter der Vornierenanlage, sondern schon bei den ersten Ursegmenten beginnt, und daß dieselbe im Bereich der 3 ersten Ursegmente die Aorta bildet, weiter hinten die Stammvene und die Aorta. Diese Forscher betrachten die intermediären Zellenmassen als Teile der Seitenplatten. Bei denjenigen Knochenfischen, bei welchen eine intermediäre Zellenmasse als solide Gefäßanlage nicht vorhanden ist, leiten sie die Zellen der Aorta und der Cardinalvenen ebenfalls von den Seitenplatten ab. — Eine intermediäre Zellenmasse als compacte Gefäßanlage, wie sie bei den Salmoniden vorkommt, wurde auch bei den Embryonen folgender Fische gefunden: Perca fluviatilis (Wenckebach 1885), Belone acus (Wenckebach 1886), Esox lucius (Ziegler 1887), Leuciscus cephalus und Exocoetus volitans (Swaen und Brachet 1901).

erzeugen, und welche sich sehr früh anlegt, um diese Blutkörperchen bald in die Circulation zu bringen [1]).

Ich will hier die Beschreibung des Kreislaufs einfügen, welcher bei der Forelle einige Tage nach dem Ausschlüpfen des Fisches vorhanden ist (Taf. I, Fig. 7). Das Blut geht vom Herzen aus in die 4 Kiemenbögen, von da größtenteils in die Aorta descendens, zum kleineren Teil in die Gefäße des Kopfes. Die Aorta verläuft geradlinig bis in die Schwanzflosse. Sie giebt die Gefäße in den Glomerulus der Vorniere ab und gleich dahinter die Arteria mesenterica. Ferner entsendet sie eine kleine Analarterie kurz vor dem After. Außerdem treten aus ihr zahlreiche kleine segmentale Gefäße aus, welche zu den Ursegmenten gehen (Vertebralarterien). Unter der Aorta sieht man

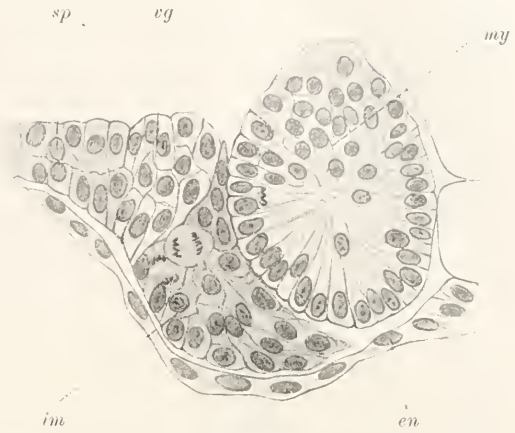


Fig. 191. Querschnitt durch das 10. Segment eines Embryo der Forelle mit 15 Ursegmenten. (Nach Swaen et Brachet.) *my* Ursegment (Myotom), *vg* Vornierengang, *sp* Seitenplatten, *im* intermediäre Zellenmasse, *en* Enteroderm (Darmepithel). Das Ektoderm ist weggelassen.

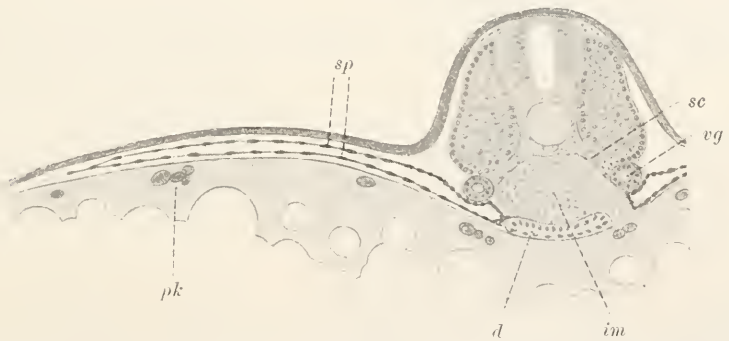


Fig. 192. Querschnitt eines Lachsembryo, bei welchem der Blastoporus sich geschlossen hat (desselben Embryo wie Fig. 175 u. 176). Der Schnitt geht durch die Mitte des Rumpfes. Vergr. 78mal. *sc* Sklerotom, *sp* Seitenplatten, *im* intermediäre Zellenmasse, *d* Darm, *pk* Periblastkerne, *vg* Vornierengang.

1) Beim Lachs wie bei anderen Knochenfischen findet anfangs eine Circulation eines Serums statt, in welchem noch keine Blutkörperchen vorhanden sind; wenn die Ablösung der Blutkörperchen aus der intermediären Zellenmasse beginnt, treten in kurzer Zeit zahlreiche Blutkörperchen in die Circulation ein. — Bei denjenigen Knochenfischen, bei welchen die Stammvene nicht wie bei den Salmoniden als compacte Gefäßanlage entsteht, sind zur Zeit des Ausschlüpfens der Embryonen noch keine Blutzellen im Blute vorhanden. So verhält es sich bei vielen marinen Knochenfischen, welche kleine, pelagisch schwimmende Eier haben.

im Schwanz die Schwanzvene: diese tritt zwischen der Gegend des Afters und der hinteren Extremität in die Urnierenanlage ein und bildet von da an die Stammvene (vereinigte Cardinalvenen). Die Schwanzvene und die Stammvene nehmen die kleinen segmentalen Venen auf, welche das Blut der Vertebralarterien zurückführen. In der Gegend der Vorniere teilt sich die Stammvene in die beiden Cardinalvenen. Auf jeder Seite fließt dann die Cardinalvene mit der aus dem Kopf kommenden Jugularvene zusammen und bildet mit ihr den Ductus Cuvieri, welcher in den Sinus venosus einmündet. — Das Blut, welches durch die Analarterien und die Arteria mesenterica zum Darme floß, kommt in die Vena subintestinalis, welche unter dem Darme verläuft, dann auf der linken Seite des Darmes aufsteigt und in einem Bogen über denselben hinweggeht, um auf der rechten Seite des Darmes in die Leber einzutreten (Fig. 179); an dem Bogen nimmt sie von der Milzanlage und von der Pankreasanlage her einige Gefäße auf, welche aus Aesten der Arteria mesenterica stammen [1]). Aus der Leber tritt das Blut in zahlreichen Gefäßen auf den Dottersack aus, welche sich mannigfach verästeln, so daß der Dottersack mit einem gleichmäßigen Gefäßnetz überzogen wird (Taf. I, Fig. 7). Die kleinen Gefäße münden dann in eine große Dottervene, die erst unten am Dottersack verläuft, dann auf der linken Seite desselben allmählich ansteigt und in den Sinus venosus sich ergießt.

Es bleibt nun noch der embryonale Excretionsapparat zu besprechen, also die Entstehung des Vornierenganges, der Vorniere und der Urniere. — Die Vorniere und der Vornierengang nehmen ihren Ursprung von den Seitenplatten. Die Vorniere entsteht im Bereich der ersten Ursegmente [2]). Man kann die Anlage derselben an den Fig. 190, 193 und 194 verfolgen, welche 3 Stadien der ersten Entwickelung der Vorniere zeigen. An Fig. 190 sieht man zahlreiche Mitosen in dem medianwärts gelegenen Teile der Seitenplatten, an Fig. 193 eine sich erhebende Falte, welche bei Fig. 194 bedeutend größer geworden ist. Diese Anlage erhält später ein Lumen, zur Zeit, wenn auch der Hohlraum zwischen den Seitenplatten sich ausbildet;

Fig. 193. Querschnitt durch das 6. Segment eines Embryo der Forelle (Trutta fario) mit 19 Ursegmenten. (Nach Swaen et Brachet 1899.) *my* Myotom, *v* Vornierenanlage, *sp* Seitenplatten, *sc* Sklerotom, *en* Enteroderm, *im* intermediäre Zellenmasse. Das Ektoderm ist weggelassen.

1) Die Milz der Teleosteer entsteht aus dem Mesenchym und bildet sich an der Stelle, wo die Subintestinalvene über den Darm hinweggeht (Laguesse 1890 und 1894).

2) Bei der Forelle nach Swaen und Brachet (1899) am 4.–6. Segment, nach Felix (1897) am 3.—7. Segment.

es geht daraus die Vornierenkammer hervor, welche anfangs noch mit der Peritonealhöhle in offener Verbindung steht, später aber sich von derselben abtrennt[1]). Die beiderseitigen Vornierenkammern wachsen medianwärts gegen einander vor (Fig. 195), so daß nur eine dünne Scheidewand zwischen ihnen bleibt. In diese tritt von der Aorta aus eine Arterie ein und bildet in jeder Vornierenkammer einen kugelig vorspringenden Glomerulus.

Von der Vornierenkammer geht der Vornierengang aus: er entsteht in ähnlicher Weise wie die Vorniere aus dem medianwärts gelegenen Teile der Seitenplatten (Fig. 191); es ist anfangs ein solider Strang, welcher sich von den Seitenplatten abschnürt und nachher ein rundes Lumen erhält[2]). Die Bildung des Vornierenganges schreitet längs der Seitenplatten von der Vorniere aus nach hinten fort. Wenn die Vornierengänge bis zu der Aftergegend entwickelt sind, münden sie in den Enddarm ein. Bald darauf entsteht am Enddarm an der Stelle der Einmündung ein Divertikel, welches sich mehr und mehr vom Enddarm abtrennt[3]); es bildet die Harnblase, welche anfangs in den Endteil des Darmes, später aber hinter dem After nach außen mündet (Taf. I, Fig. 7).

Fig. 194. Querschnitt durch das 6. Segment eines Embryo der Forelle (Trutta fario) mit 28 Ursegmenten. (Nach Swaen et Brachet.) *my* Myotom, *sc* Sklerotom, *im* intermediäre Zellmasse, *v* Vornierenanlage, *sp* Seitenplatten, *en* Enteroderm (Darmepithel). Das Ektoderm ist weggelassen.

Der vorderste Teil des Vornierenganges knäuelt sich auf und bildet zahlreiche Windungen[4]). An dem folgenden Teil desselben entsteht die Urniere, und wird der Vornierengang daher auch Urnierengang genannt.

Die Urniere beginnt hinter der Vorniere und reicht annähernd bis zum After. Die Stammvene geht mitten durch die Urniere hindurch und teilt sich am vorderen Ende derselben in die Cardinalvenen, welche jederseits in einem Bogen zum Sinus venosus gehen. In der

1) Man kann die Vornierenkammer als einen abgeschnürten Teil der Leibeshöhle ansehen. Andererseits kann man sie auch als einen großen Malpighi'schen Körper betrachten. Die beiden Auffassungen können vereinigt werden, wenn man die Malpighi'schen Körper überhaupt theoretisch als abgetrennte Teile der Leibeshöhle ansieht.

2) Nach Swaen und Brachet (1899) entsteht der Kanal in ähnlicher Weise wie die Vornierenkammer und kann daher in seiner ganzen Länge als ein abgeschnürter Teil der Leibeshöhle angesehen werden.

3) Nach der Darstellung von Felix (1897).

4) Bei Embryonen des Barsches habe ich beobachtet, daß der Anfangsteil des Vornierenganges eine von einzelnen großen Cilien gebildete Wimperung besitzt.

Urniere bilden sich zahlreiche Urnierenkanälchen, welche mit einer Malpighi'schen Kapsel beginnen, einen aufgeknäuelten Verlauf haben und in die Urnierengänge (Vornierengänge) einmünden. Außerdem enthält die Urniere lymphoides Gewebe; dasselbe ist dauernd eine Bildungsstätte von Blutkörperchen.

Beiläufig will ich noch einige Worte über die Genitalzellen beifügen. Beim Lachs werden einige Tage nach dem Schluß des Blastoporus große Zellen in den Seitenplatten bemerkbar, welche in der Somatopleura liegen, in der Nähe des Vornierenganges. Dies sind die Genitalzellen, welche später in die Genitalfalten zu liegen kommen. In späteren Stadien findet man nämlich jederseits neben dem dorsalen Mesenterium und in geringer Entfernung von demselben eine kleine vorspringende Längsfalte, welche die Anlage der Gonade ist, also zu einem Hoden oder einem Eierstock sich ausbildet.

Die vorstehende Darstellung der Entstehung der Excretionsorgane stützt sich auf die Publication von Swaen und Brachet (1899) und auf ältere Arbeiten. Eine besondere Beachtung verdient aber die eingehende Beschreibung dieser Vorgänge, welche Felix (1897) gegeben hat. Darnach stellt sich die Bildung des Excretionsapparates bei der Forelle in folgender Weise dar. — Bei einem Forellenembryo von 2,7 mm Länge, welcher 11 Ursegmente besaß, fand Felix, daß die Seitenplatten an 5 auf einander folgenden Segmenten (Segment 3—7) jeweils unter der caudalen Hälfte des Segmentes sich medianwärts ein wenig vorschieben, also sozusagen 5 kurze solide medianwärts gerichtete Zapfen bilden; diese betrachtet er als rudimentäre Vornierenkanälchen. Indem dieselben zusammenfließen, bilden sie eine Falte (primäre Vornierenfalte) welche anfangs noch solid ist und erst später ein Lumen erhalten wird. Die primäre Vornierenfalte setzt sich nach hinten in den primären Harnleiter (Vornierengang) fort; dieser differenzirt sich als eine solide Leiste an der Somatopleura im Bereich des achten und der folgenden Segmente. In dem Maße, als an der Somatopleura die Bildung des primären Harnleiters (Vornierenganges) stattfindet, trennt sich auch ein medianwärts gelegener Strang von den Seitenplatten ab, welchen Felix als Venenstrang bezeichnet und welcher die oben genannte intermediäre Zellenmasse darstellt. Die Bildung des primären Harnleiters schreitet caudalwärts weiter, bis das Rohr die Gegend des später entstehenden Anus erreicht und hier mit dem Darm sich verbindet. — Im Bereich der Vornierenfalte wird der

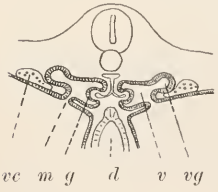


Fig. 195. Schema der Vornierenanlage der Forelle (nach einer Figur von Felix etwas verändert). *g* Glomerulus, *v* Vornierenkammer, *vg* Vornierengang, *vc* Vena cardinalis, *m* Verbindung der Vornierenkammer mit der Leibeshöhle (diese Mündung verschließt sich), *d* Darm.

Harnleiter auch cranialwärts um eine kleine Strecke verlängert, indem eine einspringende Längsfalte einen Teil der Vornierenfalte abtrennt; dieser abgetrennte Teil bildet das Anfangsstück des primären Harnleiters, der übrige Teil der Vornierenfalte bildet die Vornierenkammer. Die Oeffnung der Vornierenkammer in die Leibeshöhle (welche man nach Semon's Theorie als den Außentrichter bezeichnen müßte) nennt Felix

das Nephrostom, die Oeffnung des Vornierenganges in die Vornierenkammer (der Innentrichter nach Semon) nennt Felix das Pseudonephrostom; er will durch diese Bezeichnungsweise betonen, daß die Vornierenkammer nicht ein abgeschnürter Teil der Leibeshöhle sei, sondern aus der Verschmelzung der Vornierenkanälchen ihren Ursprung genommen habe. — Wenn sich der Glomerulus anlegt, welcher von Anfang an ein paariges Gebilde ist, wird er von der Vornierenkammer umfaßt, so daß er scheinbar in dieselbe hineinwächst (Fig. 195). Der Glomerulus entsteht unabhängig von der Aorta, wahrscheinlich aus Zellen, welche von der Splanchnopleura stammen; es treten jederseits 2 kleine Gefäße aus der Aorta in den Glomerulus ein (Vasa afferentia); die beiden austretenden Gefäße (Vasa efferentia) münden in die Arteria mesenterica, welche unmittelbar hinter der Vornierenkapsel aus der Aorta entspringt. Die vorderen der beiden Vasa afferentia verstärken sich, und es entstehen außerdem noch mehrere kleine Gefäße, die von der Aorta zu dem Glomerulus gehen (Nebenafferentia). — In der Urniere unterscheidet Felix die Urnierenkanälchen und die Nachnierenkanälchen; die ersteren bilden sich im vorderen Teil der Urniere und entstehen aus sich abschnürenden Verdickungen der dorsalen Wand des Vornierenganges; die Nachnierenkanälchen gehören dem folgenden Teil der Urniere an und nehmen ihren Ursprung von einzelnen Zellen, deren Herkunft nicht zu bestimmen ist. Bei den Urnierenkanälchen bilden sich durch Teilung secundäre Urnierenkanälchen, welche kein Lumen erhalten. Ferner entstehen später noch neue Nachnierenkanälchen (secundäre und tertiäre Nachnierenkanälchen). Für die Nachnierenkanälchen des hintersten Teiles der Urniere wird ein eigener Ausführungsgang (secundärer Harnleiter) durch Ausstülpung vom primären Harnleiter gebildet. — Die Rückbildung der Vorniere beginnt im dritten Monat nach dem Ausschlüpfen des Embryo, und der völlige Schwund derselben tritt im zweiten Lebensjahre ein.

Die Metamorphose einiger Knochenfische.

Viele Teleosteer machen eine Metamorphose durch, indem sie zur Zeit des Ausschlüpfens noch nicht die definitive Körpergestalt besitzen, sondern sich stufenweise zu derselben entwickeln. Ich will nur zwei der auffallendsten Fälle von Metamorphose erwähnen, nämlich die Verwandlung der Flachfische oder Schollen (Pleuronectiden) und die Verwandlung des Aales (Anguilla vulgaris F.).

Die Flachfische oder Schollen haben pelagisch schwimmende Eier, aus welchen Embryonen entstehen, welche denjenigen anderer Meerfische sehr ähnlich sind und noch keine Asymmetrie des Kopfes zeigen. Erst allmählich tritt die Einseitigkeit auf, welche für die Flachfische charakteristisch ist; das Wichtigste dabei ist dies, daß die Augen, welche ursprünglich symmetrisch zur Medianebene lagen, auf eine Seite des Kopfes zu liegen kommen. Das Auge derjenigen Seite, welche später die Unterseite des Fisches wird, wandert etwas nach vorn und verschiebt sich über die Dorsalseite hinweg nach der anderen Seite. Dann wächst die Rückenflosse nach vorn über das Auge hinaus (Fig. 196). Das wandernde Auge kann je nach der Species das rechte oder das linke sein. — Bei der Gattung Plagusia verläuft der Vorgang etwas anders, da die Rückenflosse schon früh nach vorn vorwächst, ehe das Auge sich nach links verschoben hat. Dann versinkt das rechte Auge an der Basis der Flosse über dem Stirnbein in den Kopf hinein, die

Augenhöhle kommt auf der anderen Seite an die Oberfläche; während sich die Augenhöhle auf der linken Seite eröffnet, schließt sie sich auf der rechten Seite [1]).

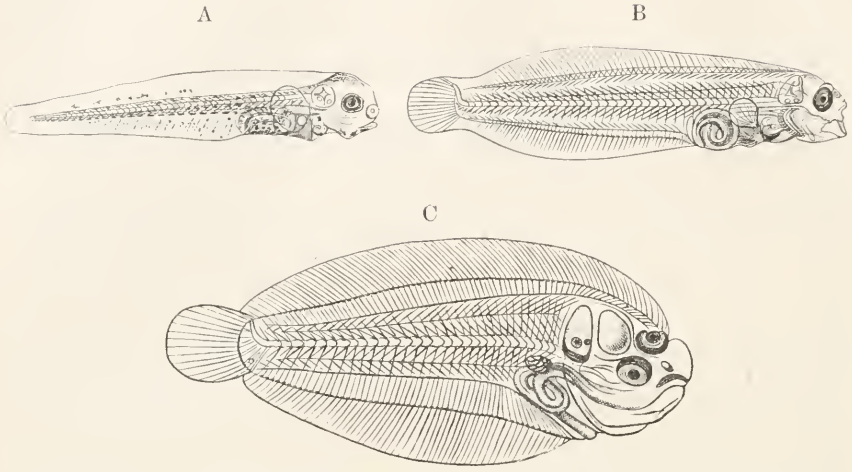


Fig. 196 A—C. Drei Entwickelungsstadien von Pleuronectes. (Nach Agassiz.)

Beiläufig mag auch die Umwandlung der Schwanzflosse bei den Flachfischen besprochen werden. Die Schwanzflosse ist anfangs

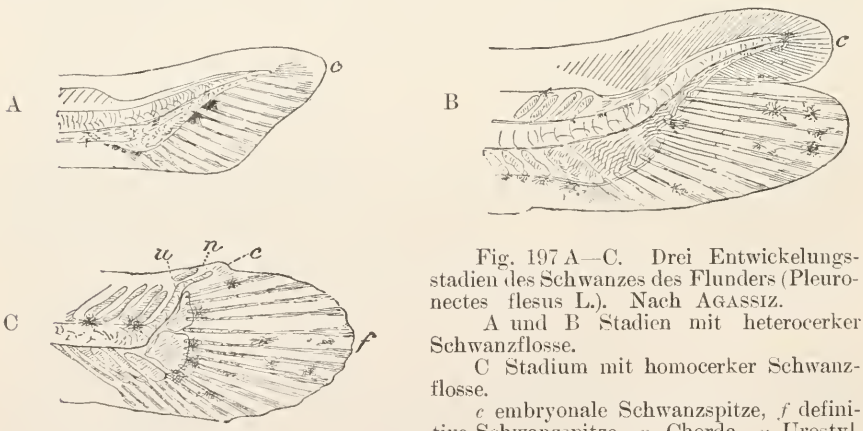


Fig. 197 A—C. Drei Entwickelungsstadien des Schwanzes des Flunders (Pleuronectes flesus L.). Nach Agassiz.

A und B Stadien mit heterocerker Schwanzflosse.

C Stadium mit homocerker Schwanzflosse.

c embryonale Schwanzspitze, *f* definitive Schwanzspitze, *n* Chorda, *u* Urostyl.

deutlich heterocerk (Fig. 197 A u. B). Dasselbe beobachtet man auch bei vielen anderen Knochenfischen [2]), und diese Thatsache deutet darauf

1) Genaueres über die Metamorphose der Flachfische findet man bei Agassiz (1878), Steenstrup (1876), Ehrenbaum (1896).

2) Bei manchen Knochenfischen, wie z. B. bei der Forelle, hat zwar die Contour des Schwanzes zur Zeit des Ausschlüpfens nicht die heterocerke Form, aber es ist doch das Ende der Chorda nach Art der heterocerken Flosse nach oben gebogen (Taf. I, Fig. 7). — Bei jungen Hechten ist die Heterocerkie der Schwanzflosse deutlich zu sehen.

hin, daß die Knochenfische von heterocerken Ganoiden abstammen. Die Schwanzflosse wird dann homocerk, indem die unteren Flossenstrahlen derselben in entsprechender Weise vorwachsen (Fig. 197 C).

Höchst merkwürdig ist die Metamorphose des Aales. Die Aale müssen sich in das Meer begeben, um geschlechtsreif zu werden. Die Fortpflanzung findet dann in der Tiefe des Meeres statt. Wahrscheinlich schweben die Eier im Wasser in großer Tiefe. Es entsteht aus denselben eine Larve, welche so wenig Aehnlichkeit mit einem Aale hat, daß man bis in die neueste Zeit ihre Zugehörigkeit zu dem Aal nicht kannte. Erst in den letzten Jahren ist durch GRASSI gezeigt worden, daß die schon früher bekannten Leptocephaliden die Larven des Aales und der verwandten aalartigen Fische sind[1]).

Die Leptocephaliden leben in der Tiefe des Meeres; ihr Körper ist lancettförmig, seitlich abgeflacht, und fast ganz durchsichtig; der Schwanz ist kurz, also der After nicht weit vom Hinterende entfernt. Die Larve des Aales (Anguilla vulgaris) ist Leptocephalus brevirostris (Fig. 198); sie hat eine Länge von 6—8 cm, besitzt aber schon dieselbe Zahl der Segmente wie der Aal (112—117). Sie wird bei Messina zuweilen durch Strömungen an die Oberfläche des Meeres geführt, auch häufig im Magen eines Tiefseefisches, des Mondfisches (Orthagoriscus mola BL. SCH.) gefunden. Die Larve wandelt sich in der Tiefe des Meeres in einen jungen Aal um. Während der Umwandlung nimmt sie keine Nahrung zu sich; sie wird während derselben schmäler (in der dorsoventralen Dimension) und auch etwas kürzer; die relativ langen Zähne der Larvenform fallen aus, und es erscheint eine neue Bezahnung; der After verschiebt sich weiter nach vorn. Die so entstandenen jungen Aale wandern nach einiger Zeit in grossen Massen in die Flüsse ein; sie sind zu dieser Zeit 5—10 cm lang. Die Einwanderung geschieht hauptsächlich in der Zeit von Ende November bis Ende März. Die einwandernden jungen Aale sind unter dem Namen Montée bekannt und bilden an manchen Orten einen Gegenstand des Fischfangs. — Die in das Süßwasser einwandernden jungen Aale verteilen sich in Flüssen, Bächen und Seen und verweilen hier einige Jahre, bis sie in das Meer zurückgehen. Wahrscheinlich kommen die Männchen gewöhnlich nicht in das Süßwasser, sondern bleiben ihre ganze Lebenszeit im Meer.

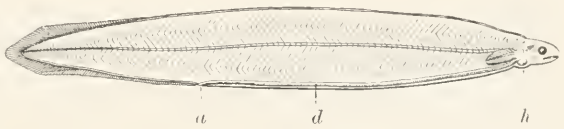


Fig. 198. Leptocephalus brevirostris, die Larve des Aales. (Nach GRASSI.) *a* After, *d* Darm, *h* Herz, dahinter die Brustflosse.

1) Nach GRASSI (1896) gehören Leptocephalus morrisii und punctatus, sowie größtenteils L. stenops in den Entwickelungskreis von Conger vulgaris, Leptocephalus haeckeli, yarelli, bibroni, gegenbauri, koellikeri zu Congromuraena mystax, Leptocephalus taenia, ornatus und diaphanus zu Congromuraena balearica, Leptocephalus brevirostris zu Anguilla vulgaris.

Litteratur über die Entwickelung der Teleosteer.

Agassiz, Al., *On the young Stages of some osseous Fishes. I. Development of the Tail. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Sciences, Vol. 13, 1877.*

— *II. Development of the Flounders. Ebenda, Vol. 14, 1878.*

Agassiz, Alex. and *Whitman, C. O.*, *On the Development of some Pelagic Fish Eggs. Proceed. of the American Acad. of Arts and Sciences, Vol. 20, 1884.*

— — *The Development of Osseous Fishes. I. The pelagic Stages of young Fishes. Memoirs of the Museum of Comp. Zool. Cambridge Mass. Vol. 14, 1885.*

Aubert, H., *Beiträge zur Entwickelungsgesehichte der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 7, 1856.*

Baer, K. E. von, *Untersuch. über die Entwickelungsgesehichte der Fisehe, Leipzig 1835 (betrifft die Entwickelung von Cyprinus blieca [Abramis blicca]).*

— *Entwickelungsgeschichte der Tiere, 2. Teil, Königsberg 1837.*

Bambeke, Chr. van, *Recherches sur l'embryologie des Poissons osseux. Mém. cour. de l'Ac. R. de Belgique, T. 40, 1875.*

Balaillon, *Nouvelles recherches sur les mécanismes de l'évolution. Les premières stades du dév. chez les poissons et les amphibiens. Arch. de Zool., Sér. 3, T. 5, 1897.*

Behrens, G., *Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies, Diss. Würzburg 1898 (auch in Anat. Hefte, Heft 32).*

Beneden, E. van, *A Contribution to the History of the Embr. Development of the Teleosteans. Quart. Journal of Micr. Sc., Vol. 18, 1878.*

— *Contribution à l'hist. du dev. embr. des Téléostéens. Bull. de l'Acad. R., T. 44, Bruxelles 1877.*

Berent, Waclaw, *Zur Kenntnis des Parablastes und der Keimblätterdifferenzirung im Ei der Knochenfisehe. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss., Bd. 30, 1896, p. 291—349.*

Boehm, *Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsbr. d. Ges. f. Morphol. und Physiol. zu München, Bd. 7, 1891, p. 63—74.*

Boyer, E. R., *The Mesoderm in Teleosts, espec. the Formation of the Pectoral Fin. Bull. of the Museum of Comp. Zool., Vol. 23., Cambridge Mass. 1892.*

Brook, G., *On the Origin of the Hypoblast in pelagic Teleostean Ova. Quart. Journ. Microsc. Sc., 1885.*

— *The Formation of the Germinal Layers in Teleostei. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Vol. 33, 1886.*

Calberla, E., *Zur Entwickelung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morphol. Jahrbuch Bd. 3, 1877.*

Clapp, Cornelia, M., *Some Points in the Dev. of the Toadfish (Batrachus tau). Journal of Morphol., Vol. 5, 1891.*

Corning, H. K., *Ueber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleosteer. Morphol. Jahrb., Bd. 22, 1894, p. 79—98.*

— *Merocyten und Umwachsungsrand bei Teleosteern. Festschrift für Gegenbaur, Leipzig 1896, p. 105—132.*

Coste, *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés, Paris 1847—59.*

Cunnigham, *On the Relations of the Yolk to the Gastrula in Teleosteans. Quart. Journ. of Micr. Sc., Nov. 1885.*

— *The Eggs and Larvae of Teleosteans. Trans. R. Soc. Edinburgh, Vol. 33, 1887.*

Dohrn, Anton, *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. I. Der Mund der Knochenfisehe. II. Die Entstehung der Hypophysis bei den Teleosteern. Mitt. der Zool. Station zu Neapel, Bd. 3, 1882, p. 252—281.*

— *XI. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. Ebenda, Bd. 7, 1886, p. 128—176.*

Ehrenbaum, Ernst, *Beiträge zur Naturgesehichte einiger Elbfische (Osmerus eperlanus L., Clupea finta Cuv., Acerina cernua L., Acipenser sturio L.)., Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, Neue Folge Bd. 1, 1. Heft, Kiel und Leipzig 1894.*

— *Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. Wiss. Meeresuntersuchungen der Kommission zur Untersuchung der deutsehen Meere, Neue Folge Bd. 2, Kiel und Leipzig 1896, p. 253—329.*

Eigenmann, Carl H., *Cymatogaster aggregatus Gibbons; a Contribution to the Ontogeny of Viviparous Fishes. With 26 pls. Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 12, 1892, p. 401—468, 472—478.*

— *On the viviparous Fishes of the Pacific Coast of North America. With 27 pls. Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 12 for 1892, p. 381—478.*

— *On the Egg membranes and Micropyle of some osseous Fishes. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College Cambridge U. S. A., Vol. 19, 1890.*

Emery, *Zur Morph. d. Kopfniere der Teleosteer. Zool. Anz., 8. Jahrgang p. 742.*

Felix, W., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Anatom. Hefte, Heft 25, Wiesbaden 1897.*

Franz, K., *Ueber die Entwickelung von Hypochorda u. Ligamentum longitudinale ventrale bei Teleosteern. Morphol. Jahrbuch, Bd. 25, 1897.*

Fusari, *Sulle prime fasi di sviluppo dei Teleostei. Atti della R. Accademia dei Lincei, Cl. fis., Vol. 7, 1885, und Ser. 4, Vol. 6, 1890, p. 70—78.*

Göppert, E., *Die Entwickelung des Pankreas der Teleosteer. Morphol. Jahrbuch, Bd. 20, 1893, p. 90—111.*

Goette, A. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Der Keim des Forelleneies. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 9, 1873.*

— *Ueber die Entw. des Centralnervensystems der Teleosteer. Ebenda, Bd. 15, 1878.*

Goronowitsch, N., *Studien über die Entwickelung des Medullarstranges bei Knochenfischen. Morphol. Jahrb., Bd. 10, 1885.*

Grassi, G. B., *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Wirbelsäule der Teleosteer. Morphol. Jahrbuch, Bd. 8, 1883.*

— *The Reproduction and Metamorphosis of the Common Eel (Anguilla vulgaris). Proc. of the R. Society, Vol. 60, 1896.*

Grassi *und* **Calandruccio.** *Fortpflanzung und Metamorphose des Aales. Allg. Fischerei-Zeitung, 1897, No. 21.*

Gregory, E., *Die Kupffer'sche Blase bei der Forelle (Trutta fario). Festschrift für Kupffer, Jena 1899.*

Haeckel, E., *Die Gastrula und die Eifurchung der Tiere. Jenaische Zeitschrift., Bd. 9, 1875. (In dieser Schrift wird der discoidale Furchungstypus aufgestellt und die Entwickelung eines Gadiden beschrieben.)*

Harrison, R. G., *The Metamerism of the Dorsal and Ventral Longitudinal Muscles of the Teleost. Johns Hopkins Univ. Circ., Vol. 13, 1894, p. 62—63.*

— *Ectodermal or mesodermal Origin of the Bones of Teleost. Anat. Anz., Bd. 10, 1895, p. 138—143.*

— *Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleosteer. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 46, 1895, p. 500—578.*

— *Ueber die Histogenese des peripheren Nervensystems bei Salmo salar. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 57, 1901, p. 354—445.*

Heincke, Fr. *und* **Eigenmann, E.**, *Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. Die Bestimmung der schwimmenden Fischeier und die Eimessungen. Wiss. Meeresuntersuchungen, Neue Folge, Bd. 3, Kiel u. Leipzig 1900, p. 131—325.*

Henneguy, L. F., *Facts of Development of the Osseous Fishes. Annals and Magazin of Nat. Hist., Vol. 35, 1880.*

— *Sur la ligne primitive des poissons osseux. Zoologischer Anzeiger, 1885.*

— *Recherches sur le développement des poissons osseux. Embryogénie de la Truite. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, T. 24, Paris 1888.*

— *Nouvelles recherches sur la division celludaire. Ebenda, T. 27, 1891.*

Hill, Ch., *Developmental History of Primary Segments of the Vertebrate Head. Zoolog. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 13, 1900.*

— *Primary Segments of the Vertebrate Head. Prel. Paper. Anat. Anzeiger, Bd. 16, 1899, p. 353—369.*

His, W., *Untersuchungen über das Ei bei Knochenfischen, Leipzig 1873.*

— *Untersuchungen über die Entwickelung von Knochenfischen. Zeitschr. f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. 1, 1876.*

— *Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, 1878.*

— *Ueber Zellen- und Syncytienbildung. Studien am Salmonidenkeime. Abhandl. der math.-naturw. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 24, 1898, p. 403—468.*

— *Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Ebenda Bd. 25, 1899, p. 159—218.*

— *Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Ebenda Bd. 26, 1900, p. 173—328.*

Hochstetter, F., *Beitr. zur Anat. u. Entwickelungsgeschichte der Amphibien u. Fische. Morphol. Jahrb., Bd. 13, 1897. (Betrifft die embryonale Circulation bei Salmo salvelinus.)*

Hoffmann, C. K., *Zur Ontogenie der Knochenfische. Natuurk. Verh. der K. Akad. Amsterdam, Deel 21, 1881, und Deel 23, 1883.*

— *Zur Ontogenie der Knochenfische. Archiv für mikr. Anat., Bd. 23, 1884.*

— *Ueber den Ursprung und die Bedeutung der Kerne in dem Nahrungsdotter der Knochenfische. Zeitschr. für wiss. Zoolog., Bd. 46, 1888, p. 517—548.*

Holbrook, A. T., *The Origin of the Endocardium in Bony Fishes. Bull. of the Museum of Comp. Zoolog., Vol. 25, Cambridge Mass 1894.*

Jablonowski, J., *Ueber einige Vorgänge in der Entwickelung des Salmonidenembryo. Anat. Anzeiger, Bd. 14, 1898, p. 532—551.*

Jablonowski, J., *Ueber die Bildung des Medullarstranges beim Hecht. Abhdlgn u. Ber. K. zool. u. anthrop. ethn. Museum Dresden, 1899. Festschrift No. 8 (II, 18 p.), 1899.*
Janosik, J., *Partielle Furchung bei den Knochenfischen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 24, 1884.*
Jungersen, H., *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. a. d. zoolog. Institut zu Würzburg, Bd. 9, 1889.*
Kingsley and **Conn**, *Some Observations on the Embryology. of the Teleosts. Memoirs of the Boston Society of Nat. Hist., Vol. 3, Boston 1883.*
Ktaatsch, H., *Zur Frage nach der morphol. Bedeutung der Hypochorda. Morphol. Jahrbuch, Bd. 25, 1897.*
Klein, E., *Observ. on the early Dev. of the Common Trout. Quart. Journal of Micr. Sc., Vol. 16, 1876.*
Kopsch, Fr., *Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verhandl. der Anat. Ges. 1896.*
— *Die Entwickelung der äusseren Form des Forellenembryo. Archiv für mikr. Anat., Bd. 51, 1898.*
— *Die Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische und ihre Bedeutung für die Theorien über Bildung und Wachstum des Knochenfischembryo. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 16, Heft 10, p. 221—261, 262—263, 1899.*
— *Homologie und phylogenetische Bedeutung der Kupffer'schen Blase. Anat. Anz., Bd. 17, 1900, p. 497—509.*
— *Die Entstehung des Dottersackentoblasts und die Furchung bei Belone acus. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 18, 1901.*
Kowalewsky, Miecz., von, *Die Gastrulation und die sog. Allantois bei den Teleosteern. Sitzungsber. der Physik-med. Societät zu Erlangen, 1886.*
— *Ueber die ersten Entwickelungsprocesse der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 43, 1886.*
Kupffer C., *Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Archiv für wiss. Anat., Bd. 4, 1868.*
— *Ueber Laichen und Entwickelung des Ostseeherings. Jahresber. der Kommission zur wiss. Untersuchung der deutschen Meere, Berlin 1878.*
— *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere. Archiv für Anat. und Phys., Anat. Abt., 1884.*
Laguesse, E., *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Thèse présentée à la Faculté des sciences à Paris 1890 (Journal de l'Anatomie 1890).*
— *Sur le pancréas du Créuilabre. Revue biol. du Nord., T. 7, Lille 1895.*
— *Dérel. du pancréas chez les poissons osseux. Journal de l'Anatomie, Année 30, Paris 1894.*
Lereboullet, *Recherches sur le développement du Brochet, de la Perche et l'Ecrevisse. Annales des Sciences nat., 4 Sér. T. 1, 1854.*
— *Recherches sur l'embryologie comparée de la Truite, du Lézard et du Limnée. Annales des Sciences nat., 4 Ser. T. 16, 1861.*
— *Recherches sur les monstruosites du Brochet. Ann. des Sc. nat., T. 20, 1863.*
— *Nouv. recherches sur la formation des premières cellules embryonnaires. Ann. des Sc., nat. 1864.*
List, Jos. H., *Zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische (Labriden), Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 45, 1887.*
— *Ueber die Beziehung der Harnblase zum Enddarme bei Teleosteerembryonen (Labriden). Anat. Anz., Bd. 2, 1887, p. 501—504.*
Loeb, J., *Untersuch. über die physiol. Wirkungen des Sauerstoffmangels. Archiv f. Physiologie. Bd. 62. (Beobachtungen an Embryonen und Furchungsstadien von Ctenolabrus und Fundulus.)*
M'Intosh, *Observations on the Life-histories and Development of the Food- and other Fishes. 9. a 10. Annual Report of the Fishery Board for Scotland 1892.*
M'Intosh and **Prince**, *Development and Life-histories of Teleostean Food- and other fishes. Trans. Roy. Soc. of Edinburgh, Vol. 35, 1890.*
Möbius, K., *Ueber die Schleimfäden des Seestichlingsnestes. Archiv für mikr. Anat., Bd. 25, 1885, p. 554—563.*
— *Ueber Eiernester pelagischer Fische aus dem mittelatlant. Ocean. Sitzungsber. der K. Akad. zu Berlin, Bd. 50, 1894.*
Morgan, T. H., *Experimental Studies on the Teleost Eggs. Anat. Anz., 1893, p. 803—814.*
— *The Formation of the Fish Embryo. Journal of Morphology, Vol. 10, Boston 1895, p. 419—468.*
— *Regeneration in Teleosts. Archiv für Entwickelungsmech., Bd. 10, 1890, p. 121—134.*
Nöldeke, *Die Herkunft des Endocardepithels bei Salmo salar. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 65, 1899, p. 517—528.*

Oellacher, T., *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beob. am Bachforellenei. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 22, 1872, und Bd. 23, 1873.*
— *Terata mesodidyma von Salmo salvelinus. Sitzungsber. der Wiener Akademie, Math.-naturw. Kl., Bd. 68, 1873.*
Oll, A., *Lebensweise und Entwickelung des Bitterlings. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 55, 1893.*
Owsjannikow, Ph., *Ueber die ersten Vorgänge der Entwickelung von Coregonus lavaretus, Bull. de l'Acad. Imp. de St. Petersbourg, Bd. 19, 1874.*
— *Studien über das Ei hauptsächlich bei Knochenfischen. Mem. de l'Acad. de St. Pétersbourg, T. 33, 1885.*
Prince, E. E., *On the Development of Food-Fishes. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. 17, London 1886.*
— *On the Devel. of Lophius piscatorius. Edinburgh Fish. Report, 1891.*
Rabl-Rückhard, *Zur Deutung und Entwickelung des Gehirns der Knochenfische. Arch. für Anat. und Entwickel., 1882, p. 111—138.*
Raffaele, E., *Le uova gallegianti e le larve dei Teleostei nel golfo di Napoli. Mitt. der Zool. Station zu Neapel, Bd. 8, 1888.*
— *Sullo spostamento postembrionale della cavità abdominale nei Teleostei. Mitt. der Zool. Station zu Neapel, Bd. 9, 1890.*
— *Osservazioni sul foglietto epidermico superficiale degli embrioni dei pesci ossei. Con 1 tav. Mitt. der Zool. Station Neapel, Bd. 12, 1895, p. 169—206.*
— *Osservazioni intorno al sincizio perileeitico delle uova dei Teleostei. Boll. d. Soc. di Nat. in Napoli, Vol. 12, 1898.*
Ransom, W. H., *Observations on the Ovum of Osseous Fishes, Philosophical Transactions. Vol. 157, Part II, 1867.*
Rathke, H., *Abhandl. zur Bildung und Entwickelung der Menschen und Tiere, Leipzig 1832—1833. II. Teil, Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Blennius viviparus.*
Rauber, A., *Formbildung und Formstörung in der Entwickelung von Wirbeltieren. Morphol. Jahrb., Bd. 5, 1879.*
— *Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle (Furchung von Gobius). Morphol. Jahrb. Bd. 8, 1883.*
Reichert, *Beob. über die ersten Blutgefässe bei Fischembryonen. Studien des physiol. Inst. zu Breslau, 1858.*
Reighard, J., *The ripe Eggs and Spermatozoa of the Wall-eyed Pike (Stizostedion vitreum Mitch.). Report of the Fish. Commissioners, Lansing 1893.*
Reinhard, W., *Die Bedeutung des Periblastes und der Kupffer'schen Blase in der Entwickelung der Knochenfische. Archiv für mikr. Anat., Bd. 52, 1898, p. 793—820.*
Röse, C., *Ueber die Zahnentwickelung der Fische. Anat. Anz., Bd. 9, 1894, p. 653—662.*
Rosenberg, A., *Untersuchungen über die Teleostierniere. Diss. Dorpat 1867.*
Ryder, J. A., *On the formation of the embryonic axis of the Teleostean-Embryo by the concrescence of the rim of the blastoderm. Amer. Natur., 1885.*
— *The devel. of the Toad-fish (Batrachus). Amer. Natur., Vol. 20, 1886.*
— *Devel. of the Sea-bass (Serranus atrarius). Amer. Natur., Vol. 22, 1888.*
Samassa, Paul, *Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. III. Teleosteer. Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. 3, 1896, p. 191—218.*
Schaper, A., *Die morphol. und histol. Entwickelung des Kleinhirns der Teleosteer. Anat. Anz., Bd. 9, 1894, p. 489—501.*
Scheel, C., *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Teleosteerwirbelsäule. Morphol. Jahrbuch, Bd. 20, 1893.*
Schneider, Guido, *Ueber die Entwickelung der Genitalkanäle bei Cobitis und Phoxinus. Mém. Acad. Imp. Sc. Pétersbourg, 1895, T. 2.*
Schumacher, Sigismund von, *Die Rückbildung des Dottervorgans von Salmo fario. Sitzungsber. der math.-nat. Kl. der Wiener Akademie, Bd. 109, 1900.*
Schwarz, Daniel, *Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 48. Auch erschienen als Dissertation, Strassburg 1889.*
Sidoriak, Szymon, *Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des endolymphatischen Apparates der Fische. Anat. Anz., Bd. 15, 1899, p. 93—98.*
Sobotta, J., *Ueber Mesoderm-, Herz-, Gefäss- und Blutbildung bei Salmoniden. Verhandl. der Anat. Ges., 1894, p. 77—84.*
— *Die Entwickelung der Vorniere der Salmoniden. Anat. Anz., Bd. 10, 1895, p. 333 bis 336.*
— *Zur Entwickelung von Belone acus. Verhandl. der Anat. Ges., 1896, p. 93—100.*
— *Die morphol. Bedeutung der Kupffer'schen Blase. Verhandl. der Phys.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 32, 1898.*
Solger, B., *Dottertropfen in der intracapsulären Flüssigkeit von Fischeiern. Archiv für mikr. Anat., Bd. 26, 1885.*

Steenstrup, Jap, *Oiestielingen hos Flyndrene. K. D. Vidensk. Selsk. Overs., 1876.*

Stöhr, Ph., *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfskelets der Teleostier. Festschrift für die Universität Würzburg, Leipzig 1882.*

Stuhlmann, Fr., *Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter. Abhandl. des Naturwiss. Vereins zu Hamburg, Bd. 10, 1887.*

Sumner, Fr. B., *Kupffer's Vesicle and its Relation to Gastrulation and Concrescence. Memoirs New York Academy of Sc., Vol. 2, 1900, p. 48—84.*

Swaen, A., et Brachet, A., *Etude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens. Arch. de Biol., T. 16, Fasc. 2, p. 173—303, 304—311, 1899. — Deuxième Partie, Arch. de Biol., T. 18, p. 73—190, 1901.*

Swirski, Georg, *Untersuchungen über die Entwickelung des Schultergürtels und der Brustflosse des Hechtes. Diss. Dorpat 1880.*

Thilo, Otto, *Die Entstehung der Luftsäcke bei den Kugelfischen. Anat. Anz., Bd. 16, 1899, p. 73—87.*

Virchow, Hans, *Ueber den Keimhautrand der Salmoniden. Verhdl. der Anat. Ges., 1895, p. 201—218.*

Vogt, Karl, *Embryologie des Salmones, in L. Agassiz, Histoire naturelle des poissons, Neuchâtel 1842. (Betrifft die Entwickelung von Coregonus palaea Cur.)*

Walther, Joh., *Die Entwickelung der Deckknochen am Kopfskelet des Hechtes. Jena. Zeitschrift für Naturwiss., Bd. 16, Jena 1882.*

Weil, *Beitr. zur Kenntnis der Entwickelung der Knochenfische. Sitzungsb. d. K. Akad. Wien, Bd. 65, III. Abt., 1872.*

Wenckebach, K. F., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Archiv für mikr. Anat., Bd. 28, 1886, p. 225—249.*

— *De embryonale Ontwikkeling von de Ansjovis (Engraulis encrasicholus). Naturk. Verhand. d. K. Akademie, Deel 26, Amsterdam 1887.*

Wiedersheim, R., *Das Gliedmassenskelet der Wirbeltiere. Jena 1892.*

— *Weitere Mitteil. über die Entwickelungsgeschichte des Schulter- und Beckengürtels, Teleostier. Anat. Anz., 5. Jahrgang, 1890, p. 15—26.*

— *Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biolog. Centralblatt, Bd. 20, 1900, No. 9 und 10.*

Wilson, H. V., *The Embryology of the Sea Bass (Serranus atrarius). Bull. of the United States Fish-Commission, Vol. 9, 1891, p. 209—277.*

— *and* **Mattoks,** *The Lateral Sensory Anlage in the Salmon. Anat. Anz., Bd. 13, 1897, p. 658—660.*

Ziegler, H. E., *Die embryonale Entwickelung von Salmo salar. Diss. Freiburg 1882.*

— *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. für mikr. Anat., Bd. 30, 1887.*

— *Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. 4, 1889, p. 171—182.*

— *Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren. Verhdl. der Deutschen Zool. Gesellschaft, 1892, p. 18—30.*

— *Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbeltiere. Ber. der Naturf. Ges. zu Freiburg, Bd. 8, 1894, p. 192—209.*

— *Die Entstehung des Periblastes bei den Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. 12, 1896, p. 353—370.*

VII. CAPITEL.

Dipnoer.

Lurchfische.

Die Dipnoer, von welchen paläontologisch eine Menge von Arten bekannt ist, sind in der Jetztzeit nur durch 3 Gattungen mit im Ganzen 4 Arten vertreten. Da sie sowohl durch Kiemen als auch durch Lungen atmen, vermitteln sie den Uebergang von den Fischen zu den Amphibien. Die Entwickelung der Dipnoer erinnert teils an die Amphibien, teils an die Ganoiden, wie ja die Dipnoer mit diesen beiden Klassen am nächsten verwandt sind [1]).

Die Klasse der Dipnoer (Dipneusta, Lurchfische) zerfällt in 2 Ordnungen:

1) diejenigen mit einfacher Lunge (Monopneumones, nach Haeckel Paladipneusta), einzige Gattung Ceratodus;

2) diejenigen mit paariger Lunge (Dipneumones, nach Haeckel Neodipneusta), Gattungen Protopterus und Lepidosiren.

Die Entwickelung von Ceratodus Forsteri.

Die Kenntnis der Entwickelungsgeschichte des Ceratodus ist Semon zu verdanken [2]).

Das Vorkommen des Ceratodus ist auf die beiden kleinen Flußgebiete des Burnett- und Mary-River in Queensland (Australien) beschränkt. Der Ceratodus lebt an den tiefen Stellen der Flüsse, in Wasserlöchern, welche in der dürren Jahreszeit nicht austrocknen. Er nimmt von Zeit zu Zeit an der Oberfläche des Wassers Luft auf und kann also auch in fauligem und sauerstoffarmem Wasser leben. Er frißt Pflanzen, aber verdaut dieselben nicht, sondern nährt sich von den kleinen Tieren, welche er mit den Pflanzen aufnimmt; er kann an der Angel gefangen werden, wobei

1) Unter den Ganoiden müssen die Crossopterygier als nächste Verwandte der Dipnoer angesehen werden (Dollo 1895). Die phylogenetische Beziehung zu den Amphibien ist besonders von Semon (1901) betont worden. — Haeckel leitet die ältesten Dipnoer von Proganoiden ab „von der ältesten Stammgruppe der Ganoiden, welche sich noch sehr nahe an die Proselachier-Ahnen einerseits, an die Crossopterygier-Epigonen andererseits anschließt“ (E. Haeckel, Systematische Phylogenie, Bd. 3, Berlin 1895, p. 261).

2) Mit Unterstützung der Paul von Ritter'schen Stiftung unternahm Semon in den Jahren 1891—1893 eine Reise nach Australien und dem Malaiischen Archipel, hauptsächlich um die Entwickelung der Monotremen und des Ceratodus zu untersuchen.

man Fleisch, Schnecken, tote Fische oder Süßwassercrustaceen als Köder nimmt. — Der einheimische Name ist Djelleh, nicht, wie man bisher glaubte, Barramunda; letzteres ist der australische Name eines Teleosteers (Osteoglossum leichhardti).

Die Fortpflanzung des Ceratodus fällt in die Zeit vom April bis Ende November, hauptsächlich in die Monate September und October. — Das Ei besitzt eine dünne Eimembran (Dotterhaut nach Semon) und wird im Oviduct von einer schleimigen Umhüllung umgeben, die ganz ähnlich wie bei den Amphibien im Wasser zu einer gallertigen Hülle aufquillt. — Die Befruchtung findet wahrscheinlich im Innern des weiblichen Körpers statt, die Art der Begattung konnte nicht beobachtet werden. Die Eier werden einzeln abgelegt,

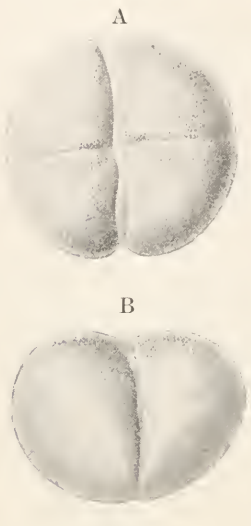


Fig. 199.

Fig. 200.

Fig. 199 A u. B. 4-zelliges Furchungsstadium von Ceratodus. (Nach Semon.)
A Ansicht von oben, B Ansicht von der Seite.

Fig. 200 A u. B. 16-zelliges Furchungsstadium von Ceratodus. (Nach Semon.)

aber nicht angeklebt; man findet sie zwischen den Wasserpflanzen oder am Grunde des Gewässers. Der Durchmesser des Eies mitsamt der Gallerthülle beträgt $6^1/_2$—7 mm, des Eies allein etwa 3 mm.

Die Furchung des Ceratodus ist eine totale, inäquale und stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der Furchung des Amphibieneies überein. Der animale Teil des Eies hat infolge der Anhäufung von Pigment eine schwärzlich-graue, der vegetative Teil eine heller graue Färbung. Während der Furchung erscheint der Blastomerenhaufen

Fig. 201.

Fig. 202.

Fig. 201. Furchungsstadium von Ceratodus mit 32 Zellen. (Nach Semon.) Seitenansicht.

Fig. 202. Späteres Furchungsstadium von Ceratodus. (Nach Semon.) Seitenansicht.

nicht kugelig, sondern etwas zusammengedrückt in der Richtung der Achse, welche vom animalen zum vegetativen Pol geht (Fig. 199—202). Oft ist die erste Teilung noch nicht bis zum vegetativen Pol durchgedrungen, wenn oben schon die zweite Teilung beginnt, und die

zweite Teilung noch nicht beendet, wenn die dritte beginnt. Die zweite Furche kreuzt die erste rechtwinklig (Fig. 199), die Teilungsebenen der dritten Teilung gehen ebenfalls vertical (meridional), annähernd parallel der ersten Furche; erst bei der vierten Teilung gehen die Trennungsebenen horizontal (latitudinal), so daß 8 obere kleinere und 8 untere größere Blastomeren entstehen (Fig. 200). Bei der nächsten Teilung liegen die Spindeln gewöhnlich nochmals in meridionaler Richtung, so daß das Blastoderm nach dieser Teilung aus 4 Kränzen von je 8 Zellen besteht (Fig. 201). Wie in diesem Stadium so sind auch in späteren Furchungsstadien die Zellen in der Nähe des animalen Poles kleiner als diejenigen des vegetativen Teiles (Fig. 202).

Da in der vegetativen Hälfte des Eies eine Masse von groben Dotterkörnern liegt, so schneiden die ersten Furchen nicht durch die ganze Masse des Eies hindurch, obgleich sie äußerlich um das ganze Ei herumgehen. Im 8-zelligen Stadium, oder manchmal noch später, hängen also die unteren Blastomeren an der Stelle der groben Dotterkörner noch mit einander zusammen. Demnach nimmt das Ei des Ceratodus während der ersten Teilungen zwischen der totalen inäqualen und der partiellen Furchung eine Zwischenstufe ein.

Die Furchungshöhle tritt bei Ceratodus früh auf. Schon im 32-zelligen Stadium ist eine deutliche Höhle in der Mitte zwischen den Blastomeren vorhanden, und diese erweitert sich im weiteren Verlauf der Furchung.

Nach Ablauf der Furchung stellt der Embryo eine Blastula dar von etwas abgeflachter, ellipsoidischer Gestalt. Die obere Wölbung besteht aus kleineren Zellen, welche sich zu einem einschichtigen Cylinderepithel zusammenfügen; unter der Furchungshöhle liegt die Masse der großen Dotterzellen.

Nunmehr beginnt die Gastrulation. Die Urmundrinne tritt als ein kleiner querer Spalt an der Unterfläche der Blastula auf, gewöhnlich in einem mittleren Bezirk zwischen dem unteren Pol und dem Aequator. Der quere Spalt verlängert sich zu der Form eines Halbkreises oder Hufeisens, dessen Concavität nach dem unteren Pol gerichtet ist. Indem die Schenkel des Halbkreises oder Hufeisens nach abwärts wachsen und sich vereinigen, kommt ein geschlossener, zuweilen kreisförmiger, zuweilen elliptischer Urmund zu Stande.

Schon zur Zeit des Beginnes der Gastrulation stellt das Ektoderm ein einschichtiges Cylinderepithel dar, und ebenso verhält sich auch die eingestülpte Schichte, welche die Decke der Gastralhöhle bildet [1]). Gleichzeitig mit der Gastrulation umwächst das Ektoderm die Masse der Dotterzellen. Es geschieht dies nach Semon's Ansicht

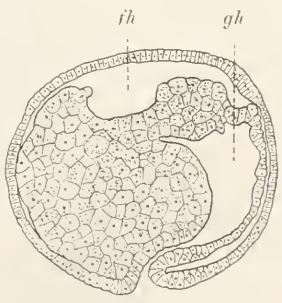


Fig. 203. Medianer Längsschnitt durch eine Gastrula von Ceratodus mit halbkreisförmigem Blastoporus. (Nach Semon.) *fh* Furchungshöhle, *gh* Gastralhöhle.

1) Die Bildung des entodermalen Epithels an der Decke der Gastralhöhle beruht nach Semon zum Teil auf Einstülpung, zum Teil auf der lebhaften Zellvermehrung am Urmundrand, zum Teil vielleicht auch darauf, daß Dotterzellen sich dem Epithel anschließen.

durch einen Delaminationsvorgang, nämlich in der Weise, daß Zellen von der Masse der Dotterzellen sich an das Ektoderm anschließen und zur Vergrößerung desselben dienen.

Zur Zeit, wenn die Gastralhöhle groß und weit wird und die Furchungshöhle verschwindet (Fig. 203), sieht man an der Oberfläche des Embryo die Medullarwülste erscheinen, welche die Medullarplatte begrenzen. Ueber die Medullarplatte läuft median eine feine Rinne, die Rückenrinne oder Medullarrinne (s. die Oberflächen-

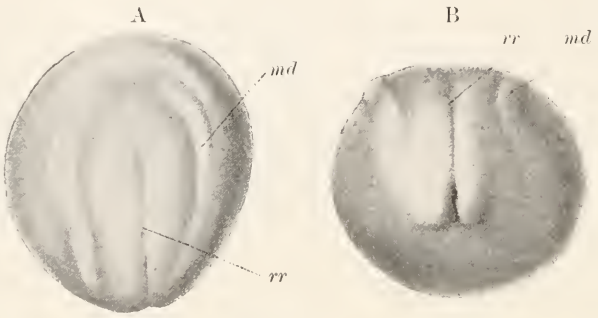


Fig. 204.

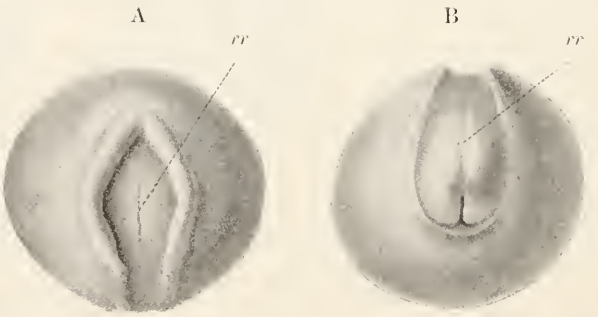


Fig. 205.

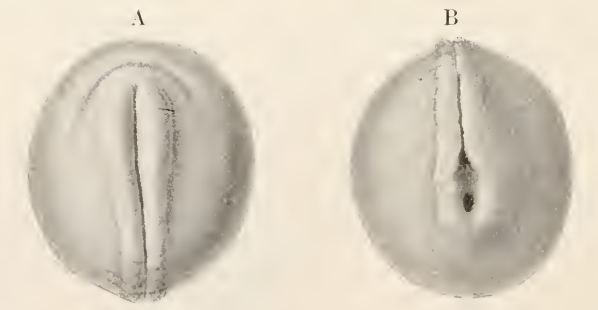


Fig. 206.

Fig. 204—206. Anlage und Bildung des Medullarrohres bei Ceratodus Forsteri. (Nach Semon.) Vergr. 10,5mal. A Ansicht von oben, B Ansicht von hinten.

Fig. 204 A u. B. Anlage der Medullarwülste (*md*) und der Medullarrinne (*rr*). Bei Fig. B sieht man den Blastoporus. — Hierzu der Querschnitt Fig. 207.

Fig. 205 A u. B. Aelteres Stadium. Lage und Bezeichnung wie Fig. 204.

Fig. 206 A u. B. Aelteres Stadium, Schluß des Medullarrohres.

bilder Fig. 204 und 205, sowie das Schnittbild Fig. 207). Nach Semon's Auffassung besteht hier eine „ektodermale Mediannaht“[1]). — Die Bildung des Medullarrohres findet in ganz ähnlicher Weise statt wie bei den Amphibien. Die Medullarwülste rücken medianwärts gegeneinander, während die Medullarplatte zum Rohr gefaltet wird (Fig. 205 und 206).

Der von dem Blastoporus umschlossene Dotterpfropf tritt zurück; der Urmund verengt sich und wird zu einem Längsspalt (Fig. 204 B und Fig. 205 B). Die seitlichen Lippen des Blastoporus kommen median zur Verschmelzung, und dadurch wird der Urmund in 2 Teile zerlegt, von welchen der vordere zu dem spaltförmigen Canalis neurentericus, der hintere zum After wird (Fig. 205 B u. 206 B). Indem der Schluß des Medullarrohres so weit nach hinten fortschreitet, wird der Canalis neurentericus oben verschlossen, und es entsteht an der Verschlußstelle des Blastoporus vor dem After ein vorspringender Wulst, welchen ich Schwanzknopf nenne, da er die Anlage des Schwanzes ist (Fig. 206 B, 209 u. 210). — Demnach erfolgt der Schluß des Blastoporus in ganz ähnlicher Weise wie beim Frosch. In theoretischer Hinsicht ist zu beachten, daß die Zusammenlegung der seitlichen Lippen des Blastoporus (welche das Ende der Mesodermstreifen enthalten) wie bei den Amphibien die Bildung des Primitivstreifens darstellt.

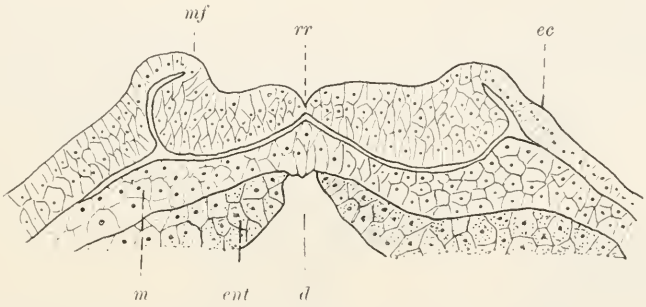


Fig. 207.

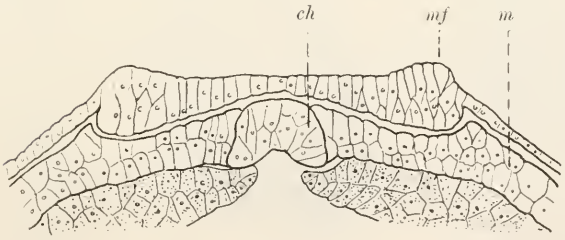


Fig. 208.

Fig. 207. Querschnitt durch den Embryo Fig. 204 an der Grenze des mittleren und des vorderen Körperdrittels. (Nach Semon.) *ec* Ektoderm, *ent* Enteroderm, *d* Gastralhöhle, *m* Mesoderm, *mf* Medullarwulst, *rr* Rückenrinne.

Fig. 208. Querschnitt durch einen ähnlichen Embryo wie Fig. 204 am Anfang des hinteren Körperdrittels. (Nach Semon.) *ch* Chorda.

1) Semon hatte früher (1893) die Ansicht, daß eine Verschiebung des Urmundes längs des Rückens stattfinde, und faßte demgemäß die Rückenrinne im Sinne der Concrescenztheorie als Verwachsungnaht (Urmundnaht) auf. Da aber am Entoderm

Während des Blastoporusschlusses vollzieht sich in dem dorsalen Entoderm die Sonderung des Mesoderms und der Chorda. Die Chordaanlage und die Anlagen der beiden Mesodermstreifen bilden eine continuirliche Schichte, in welcher die Chordaanlage zunächst nur dadurch kenntlich wird, daß die Zellen derselben einschichtig sich ordnen (Fig. 207). Der mittlere Teil dieser continuirlichen Schichte bildet die Decke der Gastralhöhle, während diejenigen Zellen, welche später die Darmwand bilden, (also das Enteroderm), sich im Anschluß an die Masse der Dotterzellen von den Seiten her vorschieben, aber erst später median zusammentreffen. — Die Zellen der Chorda bilden eine aufwärts gehende Falte, deren Rinne nach dem Darm hin geöffnet ist (Fig. 208). Dabei trennen sie sich deutlicher von dem seitlich anstoßenden Mesoderm ab. Es entsteht dann ein stabförmiger Chordastrang. Dabei dringen die Enterodermzellen medianwärts vor und treffen zusammen um die obere Wand des Darmes unter der Chorda abzuschließen. — Im Stadium der Figur 205 ist eine lange, schmale Gastralhöhle vorhanden, welche oben von einem einschichtigen Enteroderm, unten von der Masse der Dotterzellen begrenzt wird. Ueber dem Enteroderm findet man median den Chordastrang und seitlich die Mesodermstreifen, an welchen zu dieser Zeit schon die Segmentirung beginnt.

Allmählich hebt sich der Kopf des Embryo vom Dotter ab (Fig. 209). Man sieht an dem Kopf die rinnenförmigen Anlagen der Kiemenspalten (Fig. 209 und 210), ferner die Augenblasen und das Gehörbläschen[1]). Außerdem findet man vor der Mundbucht die beiden Nasengruben; von den Nasengruben gehen 2 nach der Medianebene con-

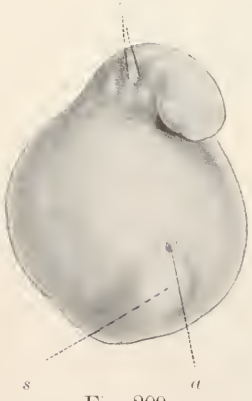


Fig. 209.

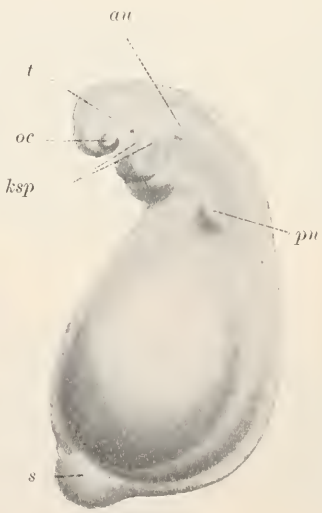


Fig. 210.

Fig. 209. Embryo von Ceratodus. (Nach Semon.) Verg. 10,5 mal. *ksp* Kiemenspalten, *a* After, *s* Schwanzknopf.

Fig. 210. Aelterer Embryo von Ceratodus. (Nach Semon.) Vergr. 10,5 mal. *au* Ohrbläschen, *ksp* Kiemenspalten, *oc* Auge, *pn* Vorniere, *s* Schwanzknopf, *t* Ganglion des Trigeminus.

vergirende Rinnen nach hinten gegen die Mundbucht. Diese Rinnen werden später durch Ueberwölbung in Röhren umgewandelt, deren innere Mündungen die inneren Nasenöffnungen sind. — Am Anfang des Rumpfes sieht man eine Erhebung, welche die Stelle der Vorniere an-

keinerlei Naht zu erkennen ist, hat Semon seine Auffassung dahin geändert, daß er nur von einer „Mediannaht" des Ektoderms spricht, welche durch nicht genauer bekannte Wachstumsverhältnisse des Ektoderms bedingt ist.

1) Das Gehörbläschen bleibt lange Zeit durch einen Ductus endolymphaticus mit der Außenwelt in Verbindung.

deutet[1]). — Die Embryonen haben zu dieser Zeit große Aehnlichkeit mit Embryonen der urodelen Amphibien und der Petromyzonten (vergl. Fig. 209 u. 210 mit Fig. 57 auf p. 82.)

Bei etwas älteren Embryonen sieht man den Kiemendeckel vom Hyoidbogen aus über die folgenden Kiemenbögen herüberwachsen (Fig. 211). Unter dem Kopfe wird das Herz sichtbar. Am Gehirn erkennt man die Gliederung in Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn: in Folge der Kopfbeuge liegt das Mittelhirn an der Spitze des Kopfes (Fig. 211). — Mit dem Auswachsen des Schwanzes nimmt der Embryo eine mehr gestreckte Form an, wobei auch die Masse der Dotterzellen eine längliche Gestalt erhält (Fig. 211).

Die Entwickelung innerhalb der Hülle dauert 10—12 Tage. Zur Zeit des Ausschlüpfens ist der Mund des Embryo noch geschlossen ebenso die Kiemenspalten. Der Embryo hat große Aehnlichkeit mit Ganoiden- oder Urodelen-Embryonen von entsprechender Ausbildung (Fig. 211). — Aeußere Kiemen finden sich zu keiner Zeit, auch ein larvaler Saugapparat wird nicht angelegt.

Von den weiter folgenden Veränderungen sind hauptsächlich bemerkenswert: die stärkere Entwickelung des Schwanzes, das Vorwachsen

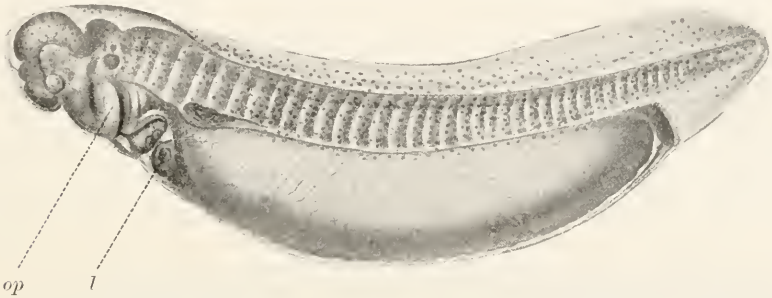


Fig. 211. Junger Ceratodus, seit kurzer Zeit ausgeschlüpft. (Nach Semon.) Vergr. 10mal. *op* Kiemendeckel, *l* Leber. Ueber der Leber sieht man die Vorniere.

des Kiemendeckels über die Kiemenregion, das Auftreten der Munddachplatten (der sogenannten Oberkieferfortsätze), der Durchbruch des Mundes und der Kiemenspalten, die Entwickelung der Sinnesorgane der Seitenlinie, welche in 3 nahe bei einander liegenden Längsreihen angeordnet sind, die beginnende Pigmentirung der Haut, die allmähliche Resorption des Dotters und die Bildung der Spiralklappe des Darmes, schließlich das Hervorsprossen der Extremitäten. Etwa 14 Tage nach dem Ausschlüpfen erscheinen die ersten Andeutungen der vorderen Extremitäten in Gestalt winziger Knöpfchen. Die ersten Spuren der hinteren Extremitäten treten erst einige Wochen später auf (Fig. 212).

Aus der Entwickelungsgeschichte der Organe muß ich die Entwickelung der Extremitäten und die Entstehung der Zähne hervorheben, weil Semon darüber genauen Bericht gegeben hat (1898 und 1899).

1) Die Vorniere des Ceratodus gehört ursprünglich dem 5. und 6. metotischen Segment an, dehnt sich aber dann noch in das 4. und 7. Segment aus. Der Vornierengang beginnt jederseits mit 2 Vornierentrichtern in einer Vornierenkammer, welche von der übrigen Leibeshöhle nicht abgetrennt wird, und in welche von der Aorta her ein Glomerulus eingestülpt ist (Semon).

Die Anlage der Extremitäten wird wie bei vielen anderen Wirbeltieren durch eine Hautfalte gebildet, in welche reichlich Mesenchym hineinwächst. Die Mesenchymzellen stammen teils von dem parietalen Blatt (Somatopleura) der Seitenplatten, teils von Fortsätzen der Ursegmente. — Bei der Anlage der vorderen Extremität liegt die Ektodermfalte im Bereich des 5.—7. metotischen Segments. Die herantretenden Fortsätze der Ursegmente, welche den Muskelknospen der Selachier gleichen, lösen sich in Mesenchym auf, wobei die segmentale Entstehung nicht mehr zu erkennen ist. Das Mesenchym der Flossenanlage wird hauptsächlich zur Bildung der Musculatur und des Skelets verwandt. — Die Anlage des Skelets der Brustflosse ist eine langgestreckte, vorknorpelige Platte, welche dem großen mittleren Strahl des Brustflossenskelets (Hauptstrahl, Achsenstab) entspricht und sich in zahlreiche knorpelige Stücke gliedert. Aus dem ersten Stück geht der Knorpel des Schultergürtels hervor. Das zweite Stück wird zu dem ersten Glied des Hauptstrahls, welcher beim ausgebildeten Tier keine Seitenstrahlen trägt, an welchem aber in der embryonalen Flosse schon früh ein dorsaler Seitenstrahl auftritt[1]). Aus dem dritten und den folgenden Stücken werden die folgenden Glieder des Hauptstrahls, an deren Enden sich jeweils ein Paar von Seitenstrahlen entwickelt.

Die Bauchflosse entwickelt sich viel später als die Brustflosse; die Hautfalte wird als Höcker sichtbar zur Zeit, wenn die Larven etwa 6 Wochen alt sind (Fig. 212). Es treten die Fortsätze des 31.—33. metotischen Segments heran, lösen sich aber wie bei der Brustflosse in Mesenchym auf. Das Mesenchym der Bauchflosse sondert sich in 3 Schichten, eine äußere (laterale), eine innere (mediale) und eine centrale. Die letztere bildet die vorknorpelige Anlage des Skeletes. Die beiden anderen Schichten bilden die Musculatur. Die vorknorpelige Anlage erzeugt wie bei der

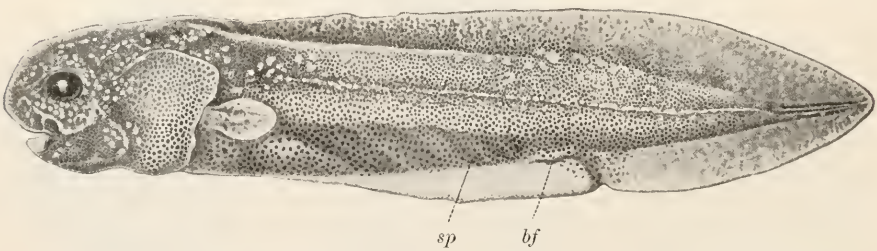


Fig. 212. Junger Ceratodus, 6 Wochen nach dem Ausschlüpfen. (Nach Semon.) Vergr. 7,5. *sp* Spiralklappe des Darmes, *bf* Anlage der Bauchflosse.

Brustflosse eine Anzahl auf einander folgender Knorpelstücke. Das erste bildet eine Hälfte des Beckengürtels, welche dann secundär mit der jenseitigen Hälfte verwächst. Die folgenden Knorpelstücke werden die Glieder des Hauptstrahls der Bauchflosse.

Von phylogenetischer Bedeutung ist die Thatsache, daß sowohl die Brust- als auch die Bauchflosse am Ende des ersten Skeletstückes des

1) „Aus dieser entwickelungsgeschichtlichen Thatsache und dem gelegentlichen Vorkommen von isolirten Knorpelelementen an dieser Stelle in der ausgebildeten Flosse geht klar hervor, daß ursprünglich auch das erste Glied des Hauptstrahls Radien getragen hat; diese Radien sind aber secundär rückgebildet worden, und dadurch ist eine Verschmälerung und leichtere Beweglichkeit der Flossenbasis erzielt." (Semon 1898.)

Hauptstrahls ein derartiges Gelenk besitzt, daß an dieser Stelle eine winklige Knickung der Flosse möglich ist. Da das erste Skeletstück dem Humerus oder Femur der höheren Wirbeltiere homolog ist, so entspricht dieses Gelenk dem Ellbogen- und Kniegelenk (Semon).

Was die Entwickelung der Zähne betrifft, so ist vor allem wichtig, daß die Zahnplatten des Ceratodus durch Verwachsung einer Anzahl getrennter Zahnanlagen entstehen. Die einzelnen Zähnchen sind kegelförmig und werden durch ein Netzwerk von Knochenbälkchen verbunden, aus welchem die Zahnplatten und die darunter liegenden Deckknochen entstehen. — Die Zähnchen bilden sich nicht an Zahnleisten, sondern in dem Epithel der Mundbucht (als placoide Zahnanlagen).

Am Oberkiefer eines 10 Wochen alten Ceratodus findet man jederseits 3 Zähnchen auf der Vomerplatte und 9 Zähnchen auf der Gaumenplatte (Pterygopalatinplatte). — Am Unterkiefer dieses Stadiums bemerkt man zwei Zahnreihen, von welchen die vordere aus jederseits 5 Zähnchen besteht; diese vordere Zahnreihe sitzt auf dem Dentale und geht beim Erwachsenen verloren. Die zweite Zahnreihe des Unterkiefers befindet sich etwas weiter hinten, und die Platte, welche sie trägt, ist das Operculare. Außerdem zeigt sich bei der Larve noch ein kleines unpaares (selten paariges) Zähnchen im Unterkiefer in der Mitte, welches später spurlos verschwindet.

Die Entwickelung von Lepidosiren paradoxa.

Aus der zweiten Ordnung der Dipnoer, in welche die Gattungen Protopterus und Lepidosiren gehören, beschreibe ich die Entwickelung von Lepidosiren [1]).

Die Entwickelung von Lepidosiren paradoxa Fitz ist durch J. G. Kerr bekannt geworden, welcher zum Zweck dieser Untersuchung in den Jahren 1896 und 1897 eine Reise nach Paraguay unternahm. Wie schon Bohls angegeben hatte, findet man Lepidosiren häufig in den Sümpfen des Gebietes Gran Chaco. Kerr sammelte die Eier in Waikthlatingmayalwa (in dem nördlichen Teile des Gran Chaco). — Zur Regenzeit haben die erwähnten Sümpfe einen Wasserstand von 2—4 Fuß (0,6—1,2 m) oder mehr; während der trockenen Jahreszeit sind sie ganz oder fast ganz ausgetrocknet. Lepidosiren frißt sowohl große Wasserschnecken (Ampullarien), als auch Algen (Confervaceen) und andere Pflanzen. Seine gewöhnliche Bewegung ist ein langsames Kriechen in schlängelnder Weise, auch kann er sich mit Leichtigkeit in den Schlamm hineinwühlen. — Lepidosiren benützt die Lungenatmung nicht nur zur trockenen Zeit, sondern kommt auch, wenn er im Wasser lebt, an die Oberfläche des Wassers, um Luft zu atmen (in Intervallen von einigen Minuten oder auch bedeutend länger). — Beim Eintritt der trockenen Zeit gräbt er sich in den Schlamm ein, ebenso wie es Protopterus thut; das Tier liegt in eingerollter Stellung in einer kleinen Höhle, welche mit einer Schichte getrockneten Schleimes ausgekleidet ist; eine Röhre geht

1) Die Entwickelung von Protopterus ist derjenigen von Lepidosiren so ähnlich, daß ich sie nicht gesondert zu besprechen brauche. Die Entwickelungsgeschichte von Protopterus annectens wurde durch Budgett (1901) bekannt, welcher sich einige Monate auf einer Insel des Gambia-Flusses aufhielt, um die Embryonen von Polypterus und Protopterus zu erhalten. Budgett beschrieb die Oberflächenbilder der Embryonen von Protopterus und gab auch einige Stadien an Kerr, welcher in der Publication über Lepidosiren verschiedene Schnitte von Gastrulastadien abbildete, welche denjenigen von Lepidosiren gleichen.

von der Höhle durch den getrockneten Schlamm zur Oberfläche. — Die Männchen sind im Allgemeinen etwas kleiner als die Weibchen; erstere messen meist etwa 77 cm, letztere etwa 86 cm; das größte beobachtete Männchen war 98 cm, das größte Weibchen 102 cm lang. — Die Fortpflanzungszeit fällt in den Beginn der Regenzeit, welche in manchen Jahren schon im September, in anderen Jahren erst viel später beginnt. Zur Fortpflanzungszeit wachsen beim Männchen kleine Papillen, welche sich an den hinteren Extremitäten befinden, zu langen roten Fäden aus, welche quastenartig von der Extremität herabhängen; vielleicht kommt diesen Fäden infolge ihrer reichlichen Blutdurchströmung eine respiratorische Function zu, vielleicht haben sie auch eine Bedeutung im Sinne einer sexuellen Schmuckfärbung. Nach der Brunstzeit werden die Fäden wieder rückgebildet.

Die Eier werden in Gruben abgelegt, welche am Grunde der Sümpfe in den torfartigen Boden eingegraben werden. Die Grube ist 9 Zoll bis 1 Fuß (0,23—0,3 m) tief, hat einen Eingang von 4—5 Zoll (0,1—0,13 m) Breite und ist nach unten verbreitert. Das Männchen besorgt die Brutpflege, indem es im Nest bei den Eiern verbleibt [1]).

Das Ei ist kugelig und mißt 6,5—7 mm im Durchmesser. Es besitzt eine schwach rötliche Farbe, welche durch die Dotterkörnchen bedingt ist. Am animalen Pol befindet sich eine weiße Keimscheibe. Wie beim Froschei, hat der animale Pol die Tendenz, sich aufwärts zu drehen. Das Ei ist von einer dünnen hornigen Kapsel umgeben, welche wahrscheinlich der Zona radiata der Fische entspricht. Ueber dieser Kapsel findet man eine Gallerthülle, welche manchmal wohl entwickelt, aber gewöhnlich nur spurweise vorhanden ist.

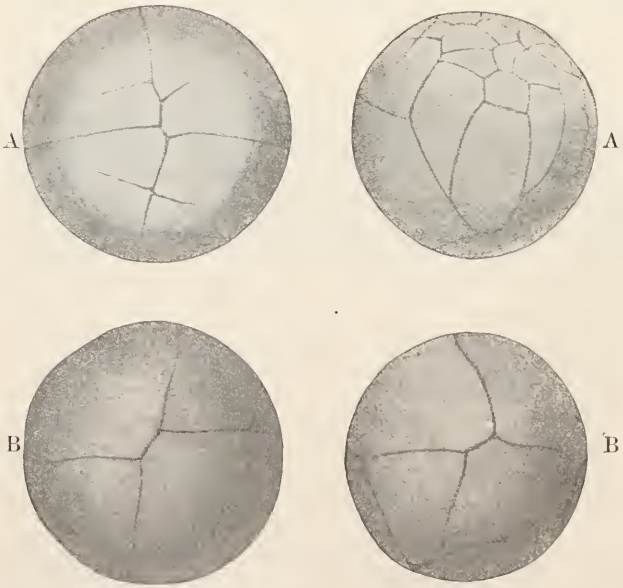


Fig. 213 A u. B. Fig. 214 A u. B.

Die Furchung ist total und inäqual. Der relative Dottergehalt ist etwas größer als beim Froschei, und die Furchung gleicht derjenigen von Amia (vergl. p. 159). Während

Fig. 213 und Fig. 214. Lepidosiren paradoxa, Furchungsstadien. Fig. 213 A u. B 8-zelliges Stadium, von oben u. von unten gesehen. Fig. 214 A u. B ein späteres Furchungsstadium von der Seite und von unten gesehen. (Nach Kerr.)

1) Auch Protopterus legt ein Nest an in flachem Wasser. Es werden mehrere Tausend Eier abgelegt, welche 3,5—4 mm im Durchmesser haben. Das Männchen bleibt im Nest, um die Eier und Larven zu bewachen (Budgett 1901).

die beiden ersten Furchen langsam bis zum unteren Pol vordringen, treten auf der Keimscheibe schon die Furchen der dritten Teilung auf (Fig. 213 A u. B). Ein späteres Furchungsstadium zeigen die Fig. 214 A und B; man sieht am animalen Pol zahlreiche Zellen, ferner ringsum einen Kranz von großen Dotterzellen; am unteren Pol sind nur die Furchen der beiden ersten Teilungen vorhanden.

Wenn die Furchungshöhle gebildet ist, und das Dach derselben sich in der Mitte zu einer nur zwei Zellen dicken Schicht verdünnt hat, beginnt die Gastrulation. Die Gastrularinne erscheint ein wenig unterhalb des Aequators des Eies an der Stelle, wo die kleinzellige Masse der Zellen an die Masse der größeren Zellen anstößt (Fig. 215). Es findet von hier aus eine Invagination statt, in ähnlicher Weise wie bei Amphibien oder bei Petromyzon. Die Gastrularinne umfaßt etwa ein Drittel des Umfanges des Eies, während am übrigen Teil des Umfanges (Parallelkreises) die kleinzellige Masse allmählich in die großzellige übergeht. Die Uebergangszone der kleinen und großen Zellen schiebt sich während der Gastrulation wie ein Umwachsungsrand über die Masse der großen Zellen weiter (Fig. 216), Unterdessen

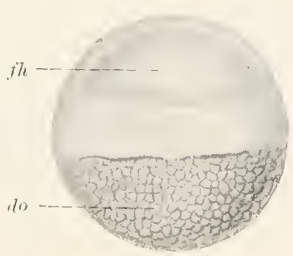


Fig. 215. Lepidosiren paradoxa, Stadium des Beginns der Gastrulation. Die Furchungshöhle (*fh*) schimmert durch die kleinzellige Hälfte der Blastula hindurch. *do* relativ große u. dotterhaltige Zellen. An der Grenze des kleinzelligen Teiles ist die Gastrulafurche aufgetreten. (Nach Kerr.)

Fig. 216.

Fig. 216. Aelteres Gastrulastadium. Der kleinzellige Teil hat den großzelligen schon größtenteils umwachsen. (Nach Kerr.)

schreitet die Bildung der eingestülpten Schichte fort, und es entsteht eine flache und schmale Gastralhöhle. Die Furchungshöhle verschwindet allmählich, nicht allein in Folge des Vordringens der Gastralhöhle, sondern auch dadurch, daß die obersten Dotterzellen am Rande der Furchungshöhle nach dem Dach derselben aufsteigen und dann in lockerer Lagerung die ganze Furchungshöhle erfüllen. Die eingestülpte Schichte steht an ihrem Vorderende und an ihren Seiten mit den eben genannten Zellen in Zusammenhang.

Die eingestülpte Schichte differenzirt sich in das Enteroderm (Darmepithel), die Chorda und die beiden Mesodermstreifen; die letzteren hängen an ihrem lateralen Rande mit den Dotterzellen zusammen und wachsen lateralwärts durch Anschluß von Dotterzellen (Delamination). Ueber der schmalen Gastralhöhle stehen anfangs die Anlagen des Enteroderms, der Chorda und des Mesoderms in continuirlichem Zusammenhang; es spaltet sich dann zuerst das Mesoderm ab, und etwas später erst wird die Chorda von dem Enteroderm getrennt.

Der Blastoporus nimmt die Form eines horizontalen Schlitzes an (Fig. 217), welcher sich allmählich verkürzt, indem seine peripheren Teile verschwinden. — Unterdessen treten die Medullarwülste auf; dieselben sind niedrig und nähern sich gegenseitig medianwärts „wie

zwei in einander laufende Wellen“ (Fig. 217); gleichzeitig wächst die Medullarplatte kielförmig in die Tiefe, und es entsteht eine solide Anlage des Medullarrohrs, welche erst später hohl wird. Der Vorgang der Medullarrohrbildung steht also in der Mitte zwischen der hohlen

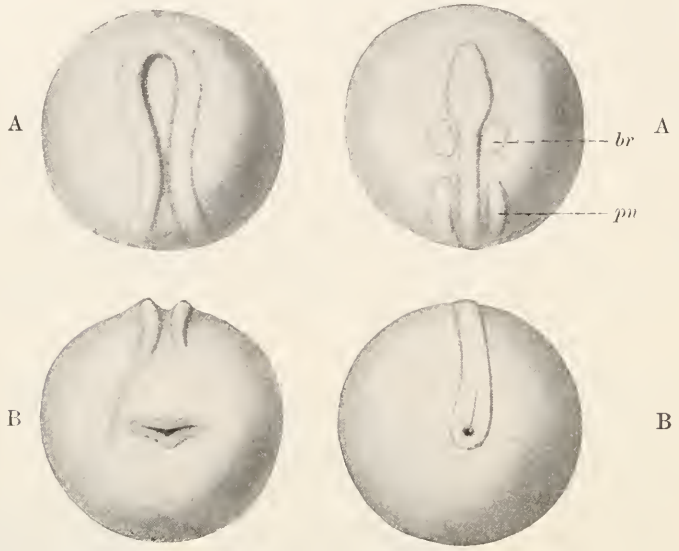


Fig. 217 A u. B. Fig. 218 A u. B.

Fig. 217 A u. B und 218 A u. B. Lepidosiren paradoxa, Entstehung des Embryo. (Nach Kerr.)

Fig. 217 A zeigt die Medullarwülste von oben gesehen, Fig. 217 B die Medullarwülste und den Blastoporus von hinten gesehen.

Fig. 218 A u. B späteres Stadium von oben und von hinten. Das Medullarrohr ist größtenteils geschlossen. *br* Anlage der Kiemen, *pm* Anlage der Vorniere.

Medullarrohranlage des Frosches und der soliden Medullarrohranlage des Lepidosteus, der Teleosteer und der Petromyzonten. — Während der Entstehung der Medullarwülste nimmt der Blastoporus die Gestalt einer kleinen dreieckigen Oeffnung an und verschwindet dann bald. Ein Canalis neurentericus wird nicht gebildet, wie dies in Anbetracht der soliden Anlage des Medullarrohrs ganz begreiflich ist[1]).

Neben dem Kopfteil der Medullarrohranlage werden 4 knospenförmige Erhebungen sichtbar, welche die Anlagen von 4 großen äußeren Kiemen sind, die auf den Kiemenbögen 1—4 aufsitzen. Etwas weiter hinten bemerkt man die Anlage der Vorniere[2]). — Unter dem Kopfe erscheint eine Sauggrube („Cement-Organ“) in Gestalt eines queren bogenförmigen Organs (Fig. 219). Die Sauggrube wird bei

1) Kerr giebt an, daß die Medullarfalten den Blastoporus umfassen; er ist aber der Meinung, daß der Blastoporusrest nicht auf die Schwanzknospe (an die Stelle des Canalis neurentericus) zu liegen komme, sondern hinter die Schwanzknospe, und daß also der After dem Blastoporusrest entspreche. Offenbar sind diese Verhältnisse ähnlich wie bei den urodelen Amphibien (Triton u. a.).

2) Der Vornierengang beginnt jederseits mit zwei Vornierentrichtern in einem unvollkommen gesonderten Teil der Leibeshöhle, welcher einen großen Glomerulus enthält (Kerr).

älteren Larven von einem stark vorspringenden Wulst getragen (Fig. 221). Die Sauggrube secernirt eine klebrige Substanz. Sie entspricht nach ihrer Lage und nach ihrer Form dem Saugorgan der Larven der

Fig. 219.

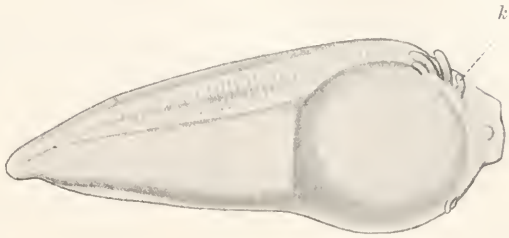


Fig. 220.

Fig. 219. Lepidosiren paradoxa, Embryo 3 Tage vor dem Ausschlüpfen. (Nach Kerr.) *k* Anlagen der äußeren Kiemen, *s* Saugorgan. Vergr. 5,3.

Fig. 220. Larve 3 Tage nach dem Ausschlüpfen. (Nach Kerr.) Vergr. 5,3.

Frösche und Kröten. — Das Gehörbläschen, die Nasenblasen und das Stomodaeum werden vom Ektoderm durch solide Einwucherung angelegt, und ihre Höhlungen entstehen secundär.

Durch das Größerwerden des Schwanzes wird die Larve einer Kaulquappe ähnlich (Fig. 220). Die segmentale Musculatur ist nun so weit entwickelt, daß die ersten Bewegungen auftreten. Die Eischale, welche bis jetzt hornartig war, wird aufgeweicht (vermutlich durch ein Secret des Embryo), und der Embryo schlüpft aus.

Betrachten wir nun die Larve Fig. 221, welche 25 Tage alt ist (die Tage vom Ausschlüpfen an gerechnet). Durch das Längenwachstum ist der Körper mehr fischähnlich geworden. Der Schwanz ist diphycerk wie der Schwanz einer Kaulquappe. Der unpaare Flossensaum setzt sich vom Schwanz aus unter allmählicher Verschmälerung über den ganzen Rücken und über einen Teil des Bauches fort. — Der Dottersack ist in die Länge gezogen. Da die Furchung eine totale war, besteht der Dottersack aus den dotterhaltigen Zellen, welche den Darm bilden. Man sieht am hinteren Teil des Dottersackes Furchen, welche spiralig rings um den Darm gehen und die Anlage der Spiralklappe darstellen. — Der Mund ist als Furche erkennbar (Fig. 221), und die Mundöffnung beginnt durchzubrechen. — Der Darm ist noch größtenteils solid, aber die Anlage der Lunge, welche median und ventral aus dem Vorderdarm hervorgeknospt ist, hat schon eine Höhlung. — Das Saugorgan hat jetzt seine höchste Entwickelung und beginnt bald sich rückzubilden. — Der Kiemendeckel bedeckt die Kiemenspalten, welche bei diesem Stadium noch nicht durchgebrochen sind. Hinter dem Kiemendeckel kommen die 4 großen Kiemen hervor, welche nun gefiedert und mit Flimmerepithel bedeckt sind. Darunter befindet sich die vordere Extremität als ein kleines zapfenförmiges Gebilde (Fig. 221).— An der Wurzel des Schwanzes hat sich die Kloakenöffnung gebildet, und die beiden Vornierengänge münden in die Kloakenhöhle. Vor der Kloakenöffnung sieht man die papillenförmige Anlage der hinteren Extremität. Die Larve hat zu dieser Zeit große Aehnlichkeit mit einer Tritonen-Larve.

Etwa 6 Wochen nach dem Ausschlüpfen, wenn die Larve 4—5 cm lang geworden ist, beginnt die Metamorphose, durch welche die Larve in die Form des Lepidosiren übergeht.

Zunächst erfolgt der Durchbruch der Kiemenspalten, außerdem beginnt die Lungenatmung, indem die Larven anfangen, an die Oberfläche des Wassers zu kommen, um Luft einzunehmen und auszustoßen. Dann schwinden die äußeren Kiemen und werden bis auf kleine Stummel rückgebildet. Das Saugorgan verschwindet, und die Larven werden

Fig. 221. Larve von Lepidosiren paradoxa. (Nach Kerr.) Vergr. 5,3. *cl* Kloake, *s* Saugorgan. Man sieht unter den äußeren Kiemen die Anlage der vorderen Extremität, vor der Kloake diejenige der hinteren.

lebhafter und bewegen sich häufiger schwimmend umher. Wenn sie auf dem Boden ruhen, stützen sie sich auf die jetzt länger gewordenen hinteren Extremitäten, welche dabei zweimal gebogen werden, also dieselbe Krümmung zeigen wie das Hinterbein eines Amphibiums (vergl. die ähnlichen Beobachtungen bei Protopterus p. 227 und bei dem jungen Polypterus p. 153 Anm.).

Während das Tier länger wird und die Muskelmasse des Schwanzes breiter, kommt allmählich mehr und mehr die Körperform des ausgewachsenen Tieres heraus.

Man bemerkt bei den Larven gelbe und braune Pigmentzellen. Die letzteren nehmen an Zahl immer mehr zu und bringen die schwarzbraune Farbe des Tieres hervor. In der Dunkelheit ziehen sich die braunen Pigmentzellen zusammen, und das Tier erhält also eine viel hellere Farbe [1]). Es geschieht dies nicht nur bei den Larven, sondern auch bei den erwachsenen Tieren.

1) Die Contraction der schwarzbraunen Pigmentzellen in der Dunkelheit ist eine bei Fischlarven häufig bemerkte und oft erwähnte Thatsache. Als ich bei Barsch- und Lachsembryonen die embryonale Circulation beobachtete, pflegte ich die Tiere aus der Finsternis unter das Mikroskop zu bringen; sie waren dann ziemlich gut durchsichtig, und die Pigmentzellen erschienen als kleine, schwarze, kugelige Gebilde; wenn dann die Embryonen 10—15 Minuten in dem grellen Lichte des Mikroskops waren, wurden sie allmählich undurchsichtig, indem sich das Pigment ausbreitete.

Litteratur über die Entwickelung der Dipnoer.

Ayers, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jenaische Zeitschrift, Bd. 18, 1885, p. 479—527.*

Beddard, F. E., *Observations on the Ovarian Ovum of Lepidosiren (Protopterus annectens). Proceedings Zool. Soc. London, 1886.*

Bohls, J., *Mitteilungen über Fang und Lebensweise von Lepidosiren. Nachrichten der K. Ges. der Wiss. Göttingen, 1894, No. 2.*

Brans, Hermann, *Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. In Semon, Forschungsreisen, Jena 1901.*

Budgett, J. S., *On the Breeding-habits of some West-African Fishes with an Account of the Devel. of Protopterus annectens etc. Transact. Zool. Soc. London, Vol. 16, 1901, p. 115—132.*

Dollo, C., *Sur la phylogénie des Dipneustes. Bull. Soc. belg. Géol. et Paléont., T. 9, 1895.*

Kerr, J. Graham, *The external features in the development of Lepidosiren paradoxa Fitz. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B., Vol. 192, 1900, p. 299—330, Pl.8—12.*

— *The Development of Lepidosiren paradoxa. Part II. Quart. Journal micr. Sc., Vol. 45, 1901.*

Klaatsch, H., *Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule. II. Die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei Fischen. Morphol. Jahrb., Bd. 20, 1893.*

Parker, N. W., *Zur Anatomie und Physiol. von Protopterus annectens. Berichte der Naturforsch. Ges. Freiburg i. B., Bd. 4, 1888.*

— *On the Anatomy and Phys. of Protopterus annectens. Transact. R. Irish Acad., Vol. 30, 1892.*

Roese, C., *Ueber Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoer. Anat. Anz., Bd. 7, 1892, p. 821—839.*

Semon, Rich., *Ueber die Entwickelung der Zahngebilde der Dipnoer. Sitzungsber. Ges. Morph. und Phys. München, Bd. 15, Heft 1/2, p. 75—85, 1899.*

— *Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. 1, Ceratodus, Jena 1893—1901.*

— *Zur vergl. Anatomie der Gelenkbildungen. In Festschrift für Kupffer, Jena 1899.*

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalsystems der Dipnoer. Zool. Anz., Bd. 24, 1901, p. 131—135.*

— *Die ektodermale Mediannaht des Ceratodus. Archiv für Entwickelungsmech., Bd. 11, 1901.*

— *Ueber das Verwandtschaftsverhältnis der Dipnoer und Amphibien. Zool. Anz., Bd. 24, 1901, p. 180—188.*

— *Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte des Ceratodus, Jena 1901.*

Spencer, Baldwin, *Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. In Semon, Forschungsreisen, Bd. 1, Jena 1898.*

Wiedersheim, *Zur Histologie der Dipnoerschuppen. Archiv für mikr. Anat., Bd. 18.*

— *Morphologische Studien. III. Skelet- und Nervensystem von Lepidosiren (Protopterus) annectens, Jena 1880.*

Winslow, G. M., *The Chondrocranium in the Ichthyopsida. Tufts College Studies, No. 5, 1898.*

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

VIII. CAPITEL.

Amphibien.

Lurche.

Die jetzt lebenden Amphibien, welche eine nackte Haut haben, stammen von beschuppten Ahnenformen ab, welche in naher Verwandtschaft mit den Ganoiden und in noch näherer Beziehung mit den Dipnoern standen. Die fossilen Stegocephalen, welche an der Unterseite beschuppt waren, waren wahrscheinlich die Stammformen der Amphibien oder standen denselben sehr nahe[1]). Unter den jetzt lebenden Amphibien hat sich nur bei den Gymnophionen die Beschuppung der Haut erhalten.

Die Embryonalentwickelung der Amphibien zeigt mit derjenigen der Dipnoer die größte Aehnlichkeit. Auch mit der Entwickelung der Ganoiden, insbesondere der Entwickelung von Acipenser besteht eine große Uebereinstimmung. Manche Amphibien haben in ihrer Entwickelung auch einige Aehnlichkeit mit den Petromyzonten.

Die jetzigen Amphibien werden gewöhnlich in folgender Weise eingeteilt:

I. **Gymnophiona** (Apoda, Peromela), Schleichenlurche, Schlangenlurche, Blindwühlen.

II. **Urodela** (Caudata), Schwanzlurche,
   a) Phanerobranchia (Perennibranchiata), mit 3 Paar äußeren Kiemenbüscheln (z. B. Proteus anguineus Olm, Menobranchus [Necturus] lateralis, Furchenmolch).
   b) Cryptobranchia (Derotrema), mit Kiemen, welche unter einem Kiemendeckel liegen, hinter dem ein Kiemenloch offen bleibt (z. B. Amphiuma, Menopoma, Cryptobranchus).
   c) Caducibranchia (Caducibranchiata, Salamandrina), im ausgebildeten Stadium ohne Kiemen (z. B. Triton [Molge], Salamandra maculosa, Salamandra atra).

III. **Anura** (Ecaudata, Batrachia), Froschlurche, schwanzlose Lurche (Frösche, Kröten etc.).

1) „Im Carbon und Perm treten uns sehr zahlreiche und wohlerhaltene Reste von Stegocephalen entgegen, von der wichtigen paläozoischen Stammgruppe der Amphibien. Die ältesten Formen (Progonamphibien) sind meistens noch von geringer Größe, haben primitive Hülsenwirbel (ohne entwickelte Intercentra) und gleichen in der Bildung des Schuppenkleides teilweise noch sehr ihren devonischen Ahnen aus den Gruppen der Crossopterygier und Dipneusten. Aus dieser Stammgruppe der Lepospondylen sind von besonderem Interesse die zahlreichen wohlerhaltenen Skelete des Branchiosaurus amblystomus; über 1000 Exemplare desselben fanden sich in

Bei den Gymnophiona, bei den Urodela caducibranchia und bei den Anura atmen nur die Larven durch Kiemen, während bei den ausgebildeten Tieren die Atmung durch die Lungen und durch die Haut stattfindet.

In diesem Capitel will ich nur von den Urodelen und den Anuren sprechen, da die Entwickelung bei diesen beiden Ordnungen in vieler Hinsicht nahezu übereinstimmend verläuft. Die Entwickelung der Gymnophionen wird erst in dem folgenden Capitel behandelt, weil sie in vieler Beziehung eigenartig ist und einige Aehnlichkeit mit der Entwickelung der höheren Wirbeltiere (Amnioten) besitzt.

Eiablage und Brutpflege.

Hauptsächlichste Litteratur: Brehm's Tierleben, 3. Aufl. (bearb. von Pechuel-Loesche u. Boettger) und die Zusammenstellungen von Wiedersheim (Biolog. Centralblatt, 1900), von Brandes u. Schoenichen (Abhandl. der Naturf. Ges. zu Halle, 1901) und von Lilian V. Sampson (American Naturalist, Vol. 34, Sept. 1900).

A. Anuren.

Bei fast allen anuren Amphibien werden die Eier im Wasser befruchtet. Bei der Begattung der Frösche, welche meist in seichtem Wasser stattfindet, hält das Männchen vom Rücken her das Weibchen umfaßt und entleert das Sperma alsbald, nachdem die Eier aus der Kloake des Weibchens ausgetreten sind. Der Austritt der Eier und die Besamung erfolgt gewöhnlich 24 Stunden nach dem Beginn der Umarmung, kann sich aber bei kaltem Wetter auch längere Zeit verzögern. Der Laich bildet einen großen Klumpen von gallertartiger Beschaffenheit [1]). — Bei Kröten findet die Begattung und Besamung in ähnlicher Weise statt, der Laich wird aber in Form von Schnüren abgesetzt, welche gewöhnlich um Wasserpflanzen gewickelt werden [2]).

Bei manchen anuren Amphibien kommen sehr merkwürdige Arten der Brutpflege vor. Am bekanntesten und vielleicht auch am eigentümlichsten ist die Brutpflege von Pipa americana Laur., einem krötenähnlichen Amphibium in Guiana und Brasilien. Bei der Eiablage gelangen die Eier vermittelst der ausgestülpten Kloake auf den Rücken des Weibchens [3]). Durch Wucherung der Rückenhaut

---

dem Plattenkalke des mittleren Rothliegenden im Plauenschen Grunde bei Dresden, darunter auch kleine, noch mit 4 Paar Kiemenbogen und Kiemen versehene Larven; der Lauf ihrer Metamorphose (durch Kiemen-Rückbildung) ließ sich deutlich erkennen." (Ernst Haeckel, Systematische Phylogenie, Bd. 3. Berlin 1895, p. 271.)

1) Rana fusca Roesel (= R. temporaria aut.), der braune Grasfrosch, laicht Mitte März oder je nach der Witterung etwas später. — Rana arvalis Nielsson (= R. temporaria L.), der Moorfrosch, laicht 2—3 Wochen später. — Rana esculenta L. (= R. viridis Roesel), der grüne Wasserfrosch, laicht im Mai oder Anfang Juni. — Hyla arborea L., der Laubfrosch, laicht vom April bis August und legt kleine Eiklumpen mit 30—40 Eiern am Boden kleiner Pfützen an Pflanzen ab.

2) Die gemeine Kröte (Bufo vulgaris) laicht im März oder April mit gallertigen Schnüren, bei welchen die Eier zweireihig angeordnet sind. — Die Kreuzkröte (Bufo calamita Laur.) laicht im Mai oder Juni mit einreihigen Schnüren. — Die Wechselkröte (Bufo variabilis Pall. = B. viridis Laur.) laicht im April mit zwei bis vierreihigen Schnüren. — Die Knoblauchkröte oder Teichunke (Pelobates fuscus Wagl.) laicht im April, und der Laich bildet eine dicke Schnur mit mehreren Reihen von Eiern. — Aber die Unke oder Feuerkröte (Bombinator igneus Roesel), welche im Juni laicht, legt den Laich in Klumpen ab.

3) Bartlett konnte im Londoner zoologischen Garten diesen Vorgang beobachten und beschrieb ihn in folgender Weise (Notes on the Breeding of the Surinam Water-Toad, Pipa americana, Proc. Zool. Soc. London 1896, p. 595—597): Das Männchen umfaßt das Weibchen nahe an den Hinterbeinen, ganz ähnlich wie es die Knoblauchkröte (Pelobates fuscus) thut. Die Kloake des Weibchens stülpt

entsteht für jedes Ei erst eine Grube und dann eine taschenartige Höhle, in welcher die Entwickelung und die ganze Metamorphose vor sich geht.

Bei einem brasilianischen Laubfrosch, Hyla Goeldii Blgr., trägt das Weibchen seine großen weißlichen Eier ebenfalls auf dem Rücken, wobei dieselben aber insgesamt von einer Hautfalte umgeben sind, also wie in einer Schüssel liegen.

Bei einigen südamerikanischen Laubfröschen, Nototrema marsupiatum Günth. und Notodelphys ovifera Weinl. werden die Eier in eine unter der Rückenhaut befindliche und hinten sich öffnende Brusttasche des Weibchens gebracht; bei ersterer Art werden die Larven als Quappen im Wasser abgesetzt, während sie bei letzterer Art in dem Beutel ihre ganze Metamorphose durchlaufen und zur Atmung im Ei gestielte blattartige Fortsätze an den beiden ersten Kiemenbögen erhalten [1]).

Das Weibchen eines Baumfrosches auf Ceylon, Rhacophorus reticulatus (= Polypedates reticulatus), legt etwa 20 hanfkorngroße Eier und trägt dieselben am Bauche mit sich herum, wo sie in grubenartigen Hohlräumen der Haut festhaften.

Eine nahe verwandte Art, der in Japan lebende Rhacophorus Schlegeli Günth., legt die Eier in eine Schaummasse eingebettet in einer Erdhöhle am Ufer ab. Der westafrikanische Kletterfrosch, Chiromantis rufescens (= Chir. guineensis), hängt seine Eier in eine Schaummasse eingehüllt an Blättern an [2]); ähnlich ist die Eiablage bei einem brasilianischen Laubfrosch Phyllomedusa Jheringi, und verwandten Arten. Auch der in Westindien lebende Antillenfrosch Hylodes martinicensis Tsch. legt seine Eier in Haufen von 20—30 Stück in eine Schaummasse eingehüllt an Landpflanzen; die Jungen durchlaufen in 10—12 Tagen die ganze Metamorphose im Innern der Eier und haben beim Ausschlüpfen nur noch ein kurzes Rudiment des Larvenschwanzes [3]).

Ein in Südamerika und Westindien lebender Frosch Cystignathus ocellatus Wagl. (= Leptodactylus ocellatus) laicht in selbstgegrabenen schüsselförmigen, mit Wasser sich füllenden Vertiefungen; eine naheverwandte Art Cystignathus mystacinus Spix (= Leptodactylus mystacinus) legt die Eier unter Steinen oder faulenden Baumstämmen in kleinen selbstgegrabenen Erdlöchern ab und umgiebt die Eier mit einer zähen, schaumartigen Masse. — Ein brasilianischer Laubfrosch, Hyla faber Wied, baut in seichtem Wasser Ringwälle aus Schlamm, welche über den Wasserspiegel hervorstehen und innerhalb deren die Eier abgelegt werden. Die Nester werden von den Weibchen zur Nachtzeit gebaut.

---

sich nach außen und bildet eine längliche Blase, welche zwischen den Bauch des Männchens und den Rücken des Weibchens geschoben wird und aus welcher das Männchen durch lebhafte Bewegungen ein Ei nach dem anderen herausdrückt.

1) Bei den Amphibien mit ausgebildeter Brutpflege ist gewöhnlich die Zahl der Eier gering, und sind die Eier relativ groß; z. B. hat Notodelphys ovifera nur 15 Eier von fast 1 cm Durchmesser (Weinland, s. Brehm's Tierleben, 3. Aufl. p. 722). Bei der von Boettger beschriebenen Art Nototrema pygmaeum ist die Zahl der Eier im Brutsack nur 4—7. Beiläufig mag bemerkt werden, daß bei dieser Art die Oeffnung des Brutsackes ein Längsspalt ist, so daß man annehmen kann, daß der Brutsack aus zwei seitlichen Falten entstanden ist.

2) Bei dieser Art wird die Schaummasse an Baumästen über dem Wasser befestigt, so daß die Larven durch den Regen in das Wasser geschwemmt werden können (Buchholz, Brehm's Tierleben, 3. Aufl. 1892, p. 654).

3) Abbildung in Brehm's Tierleben, 3. Aufl. 1892, p. 688.

In zahlreichen Fällen wird die Brutpflege von dem Männchen übernommen. Bei der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans Wagl.), welche in 3—4 Sätzen vom März bis zum August laicht, wickelt sich das Männchen die beiden von dem Weibchen gelegten Eischnüre um seine Hinterbeine, vergräbt sich darauf und begiebt sich erst nach 8—12 Tagen ins Wasser, um die Eier abzustreifen, aus welchen dann sofort die Larven auskriechen. Diese leben dann noch lange Zeit im Wasser, oft bis zum nächsten Sommer, und erreichen eine Länge von 7—9 cm.

Bei einem kleinen Frosch, Arthroleptis seychellensis, welcher auf den Seychellen an feuchten Stellen vorkommt, bedeckt das Männchen die befruchteten Eier, bis die Larven ausschlüpfen, und die Larven gelangen dann auf den Rücken desselben, wo sie an der schleimigen Haut anhaften und eine Zeit lang da verbleiben (Brauer 1898). Auch bei mehreren Arten der Baumsteigerfrösche (Phyllobates trinitatis S. G., Dendrobates trivittatus u. a.) hat man die Larven auf dem Rücken des Männchens gefunden.

Bei der in Chile lebenden Kröte Rhinoderma Darwini Dum. et Bibr. werden die Eier in den Kehlsack des Männchens aufgenommen und machen da ihre Entwickelung durch [1]).

Wiedersheim hat die verschiedenen Arten der Eiablage und Brutpflege der anuren Amphibien in einer Tabelle angeordnet, welche ich mit einigen kleinen Aenderungen hier wiedergebe.

I. Die Eier werden einfach im Wasser abgesetzt, in Klumpen.	Die meisten Frösche, die Unke.
Oder in Schnüren.	Die meisten Kröten.
II. Die Eier werden in Nestern im Wasser abgelegt.	
Es werden in seichtem Wasser Nester in Form von Ringwällen aus Schlamm gebaut, die aus dem Wasser hervorragen.	Hyla faber. (Aehnliches Nest bei Cystignathus ocellatus.)
III. Die Eier werden außerhalb des Wassers abgesetzt; die Larve macht einen Teil ihrer Entwickelung oder auch ihre ganze Metamorphose innerhalb des Eies durch.	
Die Eier werden in Höhlungen in der Nähe des Ufers, auf Blättern oder einfach auf feuchtem Grund abgelegt; sie sind von einer eiweißartigen Schaummasse umgeben.	Racophorus Schlegeli, Cystignathus mystacinus, Hylodes martinicensis, Rana opisthodon, Chiromantis rufescens, Hyla nebulosa, Phyllomedusa hypochondrialis u. Jheringi und andere.

1) Der Kehlsack kann sich an der Bauchseite des Körpers bis an das Hinterende des Körpers erstrecken. Die Eingänge zu dem Kehlsack sind die beiden Oeffnungen der Schallblase an der Seite der Zungenbasis. Rhinoderma Darwini lebt in feuchten Wäldern, in welchen der Boden mit einer tiefen Humusschicht bedeckt ist, und folglich trotz vieler Regen keine Sümpfe und Tümpel entstehen (Plate 1897).

IV. Die Eier oder die Larven werden nach der Ablage von einem der beiden Eltern herumgetragen.

a) Aeußerlich auf der Haut:

1) an den hinteren Extremitäten:	Alytes obstetricans (Männchen),
2) am Bauche:	Rhacophorus reticulatus (Weibchen),
3) am Rücken:	Arthrolepis seychellensis (Männchen), Prostherapis trinitatis (Männchen), Dendrobates trivittatus (Männchen), Hylodes lineatus (Weibchen) und andere.

b) Von besonderen Bruträumen der Haut umschlossen:

1) Die Eier werden in ihrer Gesamtmasse ringsum von einer Hautfalte auf dem Rücken umschlossen:	Hyla Goeldii (Weibchen).
2) Die Eier entwickeln sich in einem Brutsacke am Rücken:	Nototrema- und Notodelphys-Arten (Weibchen).
3) Die Eier kommen in wabenartige Räume der Haut des Rückens:	Pipa americana (Weibchen).
c) Die Eier entwickeln sich im Kehlsack des Männchens:	Rhinoderma Darwini (Männchen).

Wie Wiedersheim ausführt, haben die Stammformen aller Amphibien, die heutzutage durch eine Brutpflege charakterisiert sind, ihre Eier ursprünglich ins Wasser abgesetzt [1]). Die Eier waren damals klein, dotterarm, d. h. so, wie wir ihnen heute noch bei weitaus der größten Zahl der geschwänzten und ungeschwänzten Amphibien begegnen. Zugleich wird ihre Zahl eine ungleich größere gewesen sein, da die Eier und Larven durch räuberische Wassertiere der verschiedensten Art gefährdet waren und durch ihre Masse den Ausfall decken mußten. Nach der Entstehung der Brutpflege waren nicht nur die Gefahren für die wachsende Brut geringer, sondern die Art konnte sich auch in Gegenden erhalten, wo stehendes Wasser fehlt [2]). Die Brutpflege bringt eine Beschränkung in der Zahl der Eier mit sich, da das einzelne Ei größer wird, indem es mehr Dotter enthält, um den Embryo während der längeren Entwickelung im Ei zu ernähren.

Wenn die Eier in einem Gallertklumpen abgesetzt werden, hat die Gallerte nicht nur den Zweck des Schutzes, sondern bewahrt die Embryonen auch einige Zeit vor dem Austrocknen, im Falle daß die

1) In den Fällen von Brutpflege, bei welchen die Larven in den Eiern sich entwickeln, zeigen die Larven meist äußere Kiemen und einen großen Ruderschwanz, selbst dann, wenn die Larven niemals in das Wasser kommen; in solchen Fällen kann man mit großer Sicherheit den Schluß ziehen, daß die Larven der betreffenden Arten früher freilebend waren.

2) Dies trifft nicht allein in trockenen Gegenden und in Gebirgsgegenden zu, sondern auch in feuchten Tropenwäldern, in welchen die dicke Humusdecke das Wasser aufsaugt.

Eier durch Sinken des Wasserspiegels auf das Trockene kommen. Einen ähnlichen Zweck erfüllt die Schaummasse bei denjenigen Arten, welche ihre Eier auf dem Trockenen absetzen. — Hat die Gallerte oder die Schaummasse eine kleberige Beschaffenheit, so kann sie zur Festheftung der Eier an Pflanzen oder Steinen dienen. Daraus läßt sich die Anheftung der Eier am Körper des Männchens oder Weibchens ableiten. Eine folgende Stufe ist dann die Entstehung von Hautfalten, welche die Eier umschließen.

B. Urodelen.

Bei den urodelen Amphibien findet die Besamung des Eies in anderer Weise statt als bei den Anuren. Das Sperma wird in den weiblichen Körper aufgenommen. Es geschieht dies nicht durch eine Begattung, sondern auf folgende Weise. Wenn ein Männchen und ein Weibchen sich eine Zeit lang im Wasser bei einander aufgehalten und durch eine Art Vorspiel mit allerlei Bewegungen sich in Erregung gebracht haben, setzt das Männchen das Sperma in Form eines Samenpacketes auf dem Boden ab, welches dann von dem Weibchen alsbald in seine Kloake aufgenommen wird. Das Sperma erhält sich dann lange Zeit in den Falten der Kloake und befruchtet die aus den Oviducten austretenden Eier; bei manchen Urodelen bewegt sich das Sperma in den Oviducten aufwärts, so daß die Besamung der Eier schon in den oberen Teilen des Eileiters stattfinden kann.

Bei den einheimischen Molchen (Molge cristata = Triton cristatus Kammmolch; Molge alpestris = Triton alpestris Bergmolch; Molge vulgaris = Triton taeniatus Streifenmolch; und Molge palmata = Triton helveticus Fadenmolch) treten die Eier einzeln aus und werden einzeln an Wasserpflanzen angeklebt. — Beim Axolotl (Amblystoma), welcher als kiementragende Larve sich fortpflanzt, werden die Eier auf einmal in großer Menge entleert und an Pflanzen oder Steinen angeheftet.

Der gefleckte Salamander (Feuersalamander, Salamandra maculosa) begiebt sich im Mai in Bäche oder Teiche und setzt da die Larven ab, welche seit dem vorhergehenden Sommer in den Uteri sich entwickelt haben. Darauf findet in der oben beschriebenen Weise die Aufnahme des Samens statt, und die Besamung der Eier erfolgt dann in den oberen Teilen des Eileiters. Darauf beginnt die Entwickelung der Eier, und entstehen während des Sommers Larven mit den zwei Beinpaaren und mit großen äußeren Kiemen. Die im folgenden Mai zur Ablage kommenden Larven sind etwa 25 mm lang. Die Larven (Fig. 10 d. Taf.) leben dann 4—5 Monate im Wasser und wachsen zu einer Länge von etwa 5 cm heran, worauf sie das Wasser verlassen.

Bei dem Alpensalamander (Salamandra atra), an dessen Aufenthaltsorten im Gebirge stehendes Wasser meist fehlt, vollenden die Larven im mütterlichen Körper ihre ganze Entwickelung und werden lebendig geboren. Es treten 15—20 Eier in jeden Eileiter ein, aber davon entwickelt sich nur ein einziges weiter, während die übrigen Eier sich auflösen und zur Ernährung desselben dienen. Es werden also nur 2 Junge zur Welt gebracht. Die Aufnahme des Sperma findet im Wasser statt, wahrscheinlich in ähnlicher Weise wie beim gefleckten Salamander. Das Männchen hängt sich von unten an das Weibchen an und wird von demselben ins Wasser geschleppt.

Ein in Nordamerika vorkommender Salamander, Desmognathus

fusca Raf., trägt die Eier so lange an seinem Körper, daß der Aufenthalt der Larven im Wasser ausfällt; das Weibchen wühlt sich in den Eierhaufen ein, so daß derselbe an seinem Körper haftet [1]).

Schließlich will ich noch einige Worte über die Eiablage der perennibranchiaten und derotremen Urodelen (Phanerobranchia und Cryptobranchia) beifügen. — Der Olm (Proteus anguinens) hat Eier von 4 mm Durchmesser, welche aber von einer dicken Gallerthülle umgeben sind, welche 11 mm im Durchmesser mißt. Die Eier werden an Steine oder Felsen angeklebt. Die Larven schlüpfen nach etwa 90 Tagen aus und haben zu dieser Zeit eine Länge von etwa 22 mm. — Der Aalmolch (Amphiuma means) legt einen Eierklumpen ab, der aus zwei rosenkranzähnlichen Schnüren besteht. Das Weibchen liegt schraubenförmig um den Eiklumpen geringelt [2]). — Der zu den Derotremen gehörige Cryptobranchus alleghaniensis (= Menopoma alleghaniensis) legt die Eier ebenfalls in Schnüren ab.

Richtungskörper, Befruchtung, Eihüllen.

Die hauptsächlichen Arbeiten sind diejenigen von O. Schultze (1887), G. Born (1892 u. 1894), R. Fick (1893 u. 1899), Carnoy et Lebrun (1897 u. 1898).

Während das Ei der Amphibien in dem Ovarium zu seiner vollen Größe heranwächst, besitzt es ein großes Keimbläschen, in welchem das Chromatin in Form von Fäden verteilt ist, und zahlreiche große Nucleolen sich an der Peripherie befinden. Die Chromatinfäden besitzen in ihrem ganzen Verlauf eigentümliche feine, schlingenartige Fortsätze; man kann annehmen, daß dieselben den Zweck haben, eine möglichst ausgedehnte Berührungsfläche zwischen dem Chromatin und dem übrigen Keimbläscheninhalt herzustellen. — Die Chromatinfäden sind zeitweilig schlecht färbbar und manchmal nicht deutlich zu erkennen; daher nehmen manche Autoren an, daß sie aufgelöst und neu gebildet werden [3]).

Wenn das Ei seiner Reife entgegengeht, verschiebt sich das Keimbläschen nach dem animalen Pole des Eies [4]). Zu dieser Zeit sind die Chromosomen kürzer geworden und haben ihre seitlichen Fortsätze eingezogen. Die Chromosomen treten nun an einer Stelle im Inneren des Keimbläschens zu einem Fadenknäuel zusammen; auch die

1) Nach H. H. Wilder (Americ. Naturalist, Vol. 33, 1899) citirt von Wiedersheim (1900).

2) Vergl. das ähnliche Verhalten der Gymnophionen (9. Capitel).

3) O. Schultze, Carnoy et Lebrun und R. Fick vertreten die Ansicht, daß die Chromosomen der ersten Richtungspindel nicht in continuirlicher Entwickelung aus den Chromosomen der Ureierteilungen hervorgehen, sondern daß die ursprünglichen Chromosomen aufgelöst werden und neue Chromosomen von den Nucleolen aus entstehen. Fick ist sogar der Ansicht, daß „während der Keimbläschenreifung mehrere Generationen von Nucleolen und Chromatinfiguren hinter einander gebildet werden, so daß von einem Erhaltenbleiben des Kerngerüstes nicht die Rede sein kann". — Nach Born aber finden nur Formveränderungen der Fäden und keine Auflösung derselben statt. Die Nucleolen erzeugen nach Born keine Chromosomen, sondern haben eine physiologische Bedeutung für das Wachstum der Eizelle, daher ihre große Zahl und ihre Lage an der Peripherie des Keimbläschens.

4) Bei den Fröschen kann man an nahezu reifen Ovarialeiern leicht erkennen, welches die animale Seite des Eies ist, da das schwarze Pigment in der animalen Hälfte des Eies sich ansammelt. Im Ovarium kann der animale Pol des Eies nach oben, nach unten oder nach einer beliebigen Seite gerichtet sein; es darf also nicht angenommen werden, daß das Keimbläschen in Folge geringeren specifischen Gewichts zum animalen Pole aufsteige (R. Fick).

Nucleolen ziehen sich von der Peripherie des Keimbläschens zurück und lösen sich in der Nähe des Chromosomenknäuels auf.

An der Gruppe der Chromosomen entsteht die erste Richtungsspindel[1]; man sieht in Fig. 222 die Anlage der ersten Richtungs-

Fig. 222.

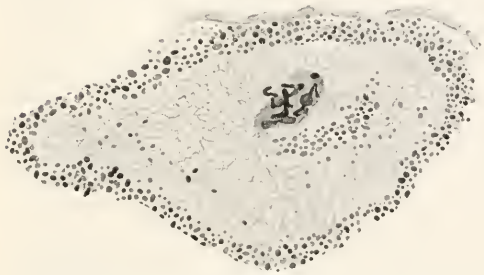


Fig. 223.

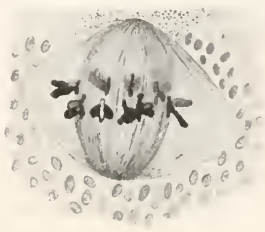


Fig. 222. Keimbläschen von Triton cristatus mit der in Bildung begriffenen ersten Richtungsspindel, welche die Chromosomen enthält. Das Keimbläschen befindet sich nahe an der Oberfläche des Eies; man sieht darüber einen Teil des Follikelepithels. Die Membran des Keimbläschens ist aufgelöst. (Nach Carnoy et Lebrun, 1899.)

Fig. 223. Die erste Richtungsspindel eines Eies von Triton alpestris aus dem oberen Teil des Oviductes. Die Richtungsspindel liegt an der Oberfläche des Eies nahezu senkrecht zur Oberfläche. (Nach Carnoy et Lebrun.) In der Mitte der Spindel sieht man die Chromosomen (Aequatorialplatte).

spindel, welche die Chromosomen enthält. Zu dieser Zeit ist die Membran des Keimbläschens schon völlig verschwunden. Die Richtungsspindel begiebt sich nun an die Oberfläche des Eies (Fig. 223).

In diesem Stadium treten die Eier aus dem Ovarium aus; sie fallen in die Bauchhöhle und gelangen in die trichterförmige Mündung

Fig. 224.

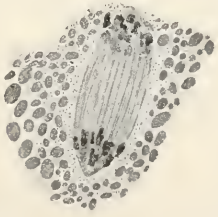


Fig. 225.

Fig. 224. Die erste Richtungsspindel von Triton alpestris etwas später, wenn die Chromosomen an die Pole der Spindel gerückt sind und der erste Richtungskörper gebildet wird. (Nach Carnoy et Lebrun.)

Fig. 225. Die zweite Richtungsspindel von Triton taeniatus. *rk* erster Richtungskörper. (Nach Carnoy et Lebrun.)

1) Die erste Richtungsspindel enthält beim Frosch, beim Salamander und bei den Tritonen 12 Chromosomen, genauer gesagt, 12 Vierergruppen von Chromosomen. Es sind ebensolche 12 Vierergruppen, wie man sie auch in der Spermatogenese dieser Tiere gefunden hat. Bei den beiden Richtungskörperteilungen und ebenso bei den beiden letzten Teilungen der Spermatogenese werden die vier Teile jeder Vierergruppe auf 4 Zellen verteilt; der männliche und der weibliche Befruchtungskern erhalten folglich je 12 Chromosomen. Die Zahl der Chromosomen bei der ersten Furchungsspindel und bei allen späteren Mitosen ist also 24.

des Eileiters[1]). Während das Ei durch den Eileiter hindurchgeht, stellt sich die Richtungsspindel senkrecht zur Oberfläche, und der erste Richtungskörper wird abgeschnürt (Fig. 223—225). Die im Ei zurückbleibenden Chromosomen bilden kein Kerngerüst, sondern treten in die zweite Richtungsspindel ein, deren Bildung sehr bald beginnt (Fig. 225). Die in dem untersten Teile des Eileiters, dem sogenannten Uterus, befindlichen Eier sind bei Fröschen und Tritonen im Stadium der zweiten Richtungsspindel.

Der Austritt des zweiten Richtungskörpers findet erst dann statt, wenn das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist; der zweite Richtungskörper erscheint bei Fröschen $^1/_2$ Stunde nach der Besamung, bei Tritonen $^3/_4$ Stunde nach der Besamung. Die Eier der Tritonen werden besamt, wenn sie durch die Kloake hindurchgehen, die Eier der Frösche einige Sekunden, nachdem sie aus dem mütterlichem Körper ausgetreten sind, da das Männchen alsbald nach dem Austritt der Eier das Sperma über die Eier in das Wasser ausspritzt.

Was die Eihüllen betrifft, so ist zunächst die dünne Eimembran (Dotterhaut, Membrana vitellina) zu nennen, welche schon nach dem Austritt des Eies aus dem Ovarium gebildet wird. Dieser Eimembran werden dann die Gallertschichten aufgelagert, welche von dem Eileiter abgesondert werden. Die Froscheier gehen wie die Tritoneneier einzeln nach einander durch den oberen Teil des Eileiters hindurch und werden dabei mit den Gallertschichten umgeben; diese Gallerte quillt später auf, wenn das Ei in das Wasser kommt. Man kann dann 3 Schichten der Gallerte unterscheiden (Fig. 226); die innerste ist nur dünn, aber von ziemlich dichter Beschaffenheit und haftet der Eimembran fest an; die zweite Schicht ist ziemlich dick und erscheint wässerig und weich; die dritte Schicht ist auch ziemlich dick, aber dichter und fester als die zweite. — Die ganze dicke und elastische Gallerthülle gewährt dem Ei Schutz gegen mechanische Insulte und gegen den Fraß kleiner Tiere; auch läßt sie das Sonnenlicht durchgehen, so daß die Eier der Frösche und Kröten bei ihrer dunklen Farbe von der Sonne stärker erwärmt werden als das umgebende Wasser. Ferner schützt die Gallerthülle einige Zeit vor Austrocknung, wenn die Eier zeitweilig trocken liegen.

Wenn das Ei in das Wasser gekommen und das Spermatozoon eingedrungen ist, bildet sich ein Zwischenraum zwischen dem Ei und der Eimembran, d. h. die Membran und die Gallertschichten heben sich ein wenig von dem Ei ab[2]). Das Ei wird also in seinen Hüllen

1) Wahrscheinlich werden die Eier hauptsächlich durch die Flimmerung des Epithels der Bauchhöhle zu den Tubenöffnungen geführt. Man hat beobachtet, daß auch Fremdkörper, welche in die Bauchhöhle gebracht waren, durch die Flimmerung in die Tuben gebracht wurden (Nussbaum 1895).

2) „An befruchteten Eiern des Frosches wird schon in der ersten Viertelstunde eine verhältnismäßig große Quantität perivitelliner Flüssigkeit ausgeschieden, an unbefruchteten Eiern in längerer Zeitdauer nur eine geringe Menge“ (O. Schultze). — Es wird angegeben, daß das Ei die den Zwischenraum erfüllende Flüssigkeit absondere. Ich glaube aber, daß das Ei nur eine kleine Menge einer quellbaren Substanz austreten läßt, welche dann osmotisch Wasser an sich zieht und so den Zwischenraum erzeugt. Denn wenn Froscheier außerhalb des Wassers befruchtet werden, tritt keine beträchtliche Menge perivitelliner Flüssigkeit auf. — Es kommt auch bei vielen wirbellosen Tieren vor, daß das Ei durch die Befruchtung zur Abscheidung einer perivitellinen Flüssigkeit veranlaßt wird; z. B. habe ich bei Eiern von Nematoden gesehen, daß sofort nach der Befruchtung Vacuolen in den Raum zwischen Eihaut und Ei sich entleeren (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895. p. 362). — Man vergleiche auch die Teleosteer p. 172 und 173.

beweglich und nimmt von jetzt an immer eine bestimmte Orientirung an; es ist nämlich die animale Hälfte des Eies von geringerem specifischen Gewicht als die vegetative; folglich ist von jetzt an stets die erstere nach oben, die letztere nach unten gerichtet.

Bei der Besamung müssen die Spermatozoen die Gallertschichten durchbohren. Es dringen oft mehrere Spermatozoen in die Gallerte ein, aber in der Regel gelangt nur ein einziges Spermatozoon in das Ei. Das Spermatozoon dringt beim Froschei in die pigmentirte Hälfte des Eies ein, gewöhnlich seitlich an irgend einer Seite derselben. Der Kopf des Spermatozoons schiebt sich in das Innere des Eies, wobei sich längs seines Weges eine Pigmentstraße bildet (Fig. 226). Mit dem Kopf gelangt

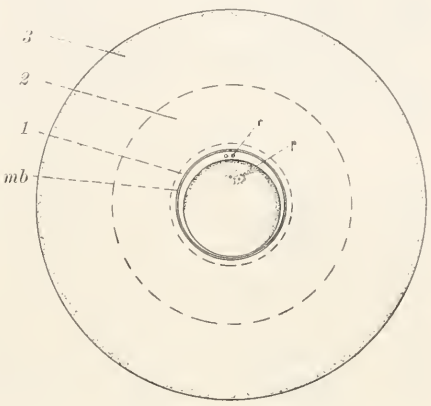


Fig. 226. Ei des Frosches mit den Hüllen zur Zeit der Befruchtung. (Nach O. Schultze, schematisirt.) Die Grenzen der 3 Gallertschichten gegen einander sind durch punktirte Linien dargestellt. *1* innerste Gallertschichte, *2* mittlere Gallertschichte, *3* äußere Gallertschichte, *mb* Eimembran (der Deutlichkeit wegen zu dick gezeichnet), *r* Richtungskörper, *p* Pigmentstraße des Spermatozoons. Durch schwarze Punkte sind der männliche und der weibliche Vorkern angedeutet.

das Mittelstück des Spermatozoons in das Innere des Eies, und dieses enthält das Centrosom, welches sich sehr bald teilt und die beiden Centren der ersten Teilungsspindel bildet. Die Verschmelzung der beiden Vorkerne findet in ähnlicher Weise statt, wie sie oben bei Amphioxus und auch bei der Regenbogenforelle beschrieben wurde (p. 45 und 171).

Beiläufig will ich bemerken, daß sich die künstliche Befruchtung bei Froscheiern leicht ausführen läßt, wenn man reife Eier aus dem Eileiter (aus dem erweiterten Abschnitte desselben, dem sog. Uterus) entnimmt und etwas Sperma aus dem Hoden eines Männchens hinzubringt.

Ebenso kann bei Eiern der Tritonen aus dem unteren Teile der Eileiter leicht die künstliche Befruchtung vorgenommen werden (O. Hertwig). Es ist Born (1892) gelungen, auch Eier der Tritonen aus der Bauchhöhle und aus dem oberen Teile der Tuben künstlich zu befruchten.

Bastardbefruchtungen bei Amphibien.

Die wichtigsten Arbeiten sind diejenigen von Pflüger (1882), Pflüger und Smith (1883), Born (1883 und 1886), Gebhardt (1894).

Bastardbefruchtungen (Kreuzungen zweier Arten) sind bei den anuren Amphibien oft ausgeführt worden. Es stehen der Bastardbefruchtung hauptsächlich drei Hemmnisse entgegen. Erstens fällt die Laichperiode der Arten auf verschiedene Zeit, so daß die zu kreuzenden Arten nicht zu gleicher Zeit in voller Reife sich befinden; dieses Hindernis kann man vermeiden, indem man die früher laichende Art aus einer kälteren

oder die später laichende Art aus einer wärmeren Gegend kommen läßt. Das zweite Hemmnis der Kreuzbefruchtung liegt darin, daß die Spermatozoen der Arten etwas verschieden sind, folglich manchmal die Spermatozoen der einen Art die Gallerthüllen der Eier der anderen Art nicht durchdringen können. Ein drittes Hindernis der Bastardentwickelung besteht darin, daß meist nach gelungener Befruchtung die Entwickelung zwar beginnt, aber nach einiger Zeit einen anormalen Verlauf nimmt und zum Stillstand kommt.

Die Resultate der Kreuzungsversuche von Pflüger, Born, Gebhardt u. A. lassen sich in folgender Tabelle zusammenfassen:

Rana esculenta ♀ } Die Eier entwickeln sich bis zum Blastula-
Rana fusca ♂ } Stadium.

Die umgekehrte Kreuzung blieb ohne Erfolg [1]).

Rana arvalis ♀ } Die Eier entwickeln sich zu Larven, von welchen
Rana fusca ♂ } einige sich sogar in Frösche verwandeln.

Die umgekehrte Kreuzung ohne Erfolg.

Rana arvalis ♀ } Die Entwickelung geht bis zur Gastrulation, unter
Rana esculenta ♂ } günstigen Verhältnissen bis zur Entstehung
und umgekehrt } der Medullarplatte und der Rückenwülste [2]).

Bufo vulgaris ♀ } Die Eier furchen sich und entwickeln sich bis
Rana fusca ♂ } zum Morula-Stadium.

Die umgekehrte Kreuzung gab kein Resultat, nur einmal furchten sich unter 100 Eiern 2 in einer unregelmäßigen Weise.

Bufo cinereus ♀ } Die Eier entwickeln sich zu Larven, und diese
Bufo variabilis ♂ } verwandeln sich in Kröten.

Die Furchung der Amphibien.

Aus den zahlreichen Beschreibungen der Froschfurchung hebe ich hervor diejenigen von A. Ecker (1859), Max Schultze (1863), O. Schultze (1899), T. H. Morgan (1897).

Demonstrationsmittel: Wandtafel von Leuckart u. Chun, Neue Serie, Taf. 5. und Wachsmodelle von Friedrich Ziegler, Freiburg i. B., Serie 25.

Alle Amphibien haben eine totale und inäquale Furchung. Wir betrachten hauptsächlich die Furchung des Frosches; nachher wollen wir noch einen Blick auf die Furchung der Molche und des Salamanders werfen.

Die Furchung des Frosches ist für die Entwickelungsgeschichte von jeher von großer Bedeutung gewesen; beim Frosch wurde zuerst die Furchung eines tierischen Eies gesehen; schon Swammerdam, Spallanzani und Rösel von Rosenhof haben im 18. Jahrhundert die ersten Furchungsstadien beobachtet, genauer wurde die Furchung dann von Prevost und Dumas 1824 beschrieben. Rusconi (1826) und Karl Ernst von Baer (1834) zeigten, daß eine Zerteilung des Eies in einzelne Stücke stattfindet, und daß die Furchen nur der äußerliche Ausdruck dieser Zerteilung sind. Nach der Entwickelung der Zellenlehre erkannte man,

1) Die Spermatozoen von Rana fusca haben einen spitzeren Kopf als diejenigen von Rana esculenta; sie können also durch die Gallerthülle anderer Arten hindurchgehen, während die Spermatozoen von Rana esculenta nicht durch die Gallerte von Rana fusca hindurchkommen.

2) Gebhardt hat gezeigt, daß die Bastarde zwar die Furchung in normaler Weise durchlaufen, aber von der Zeit der Gastrulation an eine ungenügende Teilungsenergie der Zellen zeigen, welche zunächst einen anormalen Entwickelungsverlauf und dann den Stillstand zur Folge hat.

daß das Ei eine Zelle ist und daß die Furchung in vielfach wiederholten Zellteilungen besteht (Bergmann, Kölliker, Cramer, Remak, Max Schultze).

Die Eizelle des braunen Frosches (Rana fusca) besitzt eine Größe von 1,5 mm. Ihre Farbe ist dunkelbraun, am vegetativen Pole weiß; die Eizelle besitzt nämlich an ihrer Oberfläche eine braunschwarze Pigmentschicht, welche vom animalen Pol her über etwa $^2/_3$ der Eikugel sich erstreckt. (Das Genauere über die Lage der Pigmentschicht siehe p. 250).

Die Furchung des Frosches verläuft in folgender Weise. Die erste Teilung schneidet vertical (meridional) durch das Ei hindurch; die Bildung der Furche beginnt auf der animalen Hälfte und schreitet von hier auf die vegetative Hälfte fort (Fig. 230). In ähnlicher Weise entsteht die zweite Furche, welche ebenfalls vertical verläuft und

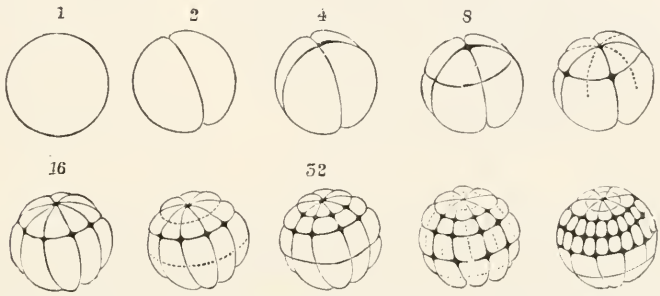


Fig. 227. Furchung des Grasfrosches, Rana temporaria. (Nach Ecker aus Balfour.) Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der Blastomeren an.

deren Ebene zu der ersten Teilungsebene senkrecht steht [1]). Die Schnittlinie der beiden ersten Teilungsebenen kann als die Axe des sich furchenden Eies bezeichnet werden. — Die Furchen der dritten Teilung liegen horizontal, aber nicht in der Mitte des Eies, sondern dem oberen Pol genähert, so daß vier obere kleinere und vier untere größere Blastomeren entstehen (Fig. 227 und 231) [2]).

1) Die 1. Furche tritt $2^1/_2$—3 Stunden nach der Besamung auf, die 2. $^3/_4$ Stunde später.

2) Es ist von Interesse, die Stellung der Spindeln bei den ersten Teilungen etwas genauer zu betrachten. Die Vereinigung der beiden Vorkerne fand in dem oberen Teile des Eies statt, und die Spindel bildet sich normalerweise senkrecht zu der Vereinigungsrichtung der Kerne (d. h. in der Berührungsebene derselben). Die obere Hälfte der Eizelle enthält die Hauptmasse der protoplasmatischen Bestandteile des Eies; die Stellung der 1. Spindel muß also eine horizontale sein, da die horizontale Ausdehnung des auf die Spindel wirkenden Protoplasma größer ist als die verticale (wie immer bei der Zellteilung zeigt sich die zwischen Kern und Protoplasma bestehende Wechselwirkung in dem Auftreten einer von den Polen der Kernspindel ausgehenden Strahlung). Die beiden durch die erste Teilung entstandenen Blastomeren haben annähernd die Form einer Halbkugel; ihre größte Ausdehnung und also auch die Richtung der Kernspindel ist der Teilungsebene parallel; ferner liegt die Spindel horizontal, weil ebenso wie bei der ganzen Eizelle das Protoplasma hauptsächlich in dem oberen Teile liegt und folglich in horizontaler Richtung seine größte Ausdehnung hat. — Nachdem 4 Blastomeren gebildet sind, hat jedes derselben annähernd die Gestalt eines Apfelschnitzes, und ist die verticale Dimension bei weitem die größte. Daher folgt jetzt eine meridionale Stellung der

Die bei der vierten Teilung erscheinenden Furchen verlaufen vertical (meridional), so daß 8 obere und 8 untere Blastomeren entstehen. — Dann treten wieder horizontale Furchen auf, und werden zuerst die 8 oberen und dann die 8 unteren Zellen geteilt, so daß nachher 4 Kränze von je 8 Zellen vorhanden sind; die Zellen des obersten Kranzes sind die kleinsten, und die Größe der Zellen nimmt nach unten von Kranz zu Kranz zu.

Bis zu diesem Stadium verläuft die Furchung ganz ähnlich wie die Furchung des Amphioxus, nur mit dem Unterschied, daß beim Frosch die unteren Zellen viel mehr Dotter enthalten, folglich sich an Größe viel mehr von den oberen Zellen unterscheiden. Damit hängt es auch zusammen, daß beim Frosch von jetzt an die Teilung in den unteren Blastomeren beträchtlich langsamer fortschreitet als in den oberen.

Die nächsten Teilungen betreffen zunächst nur die oberen Zellenkränze. In dem obersten Zellenkranze, in welchem die Zellen die Form spitzwinkliger Dreiecke haben, welche annähernd radiär zum animalen Pol angeordnet sind, treten die Furchen senkrecht zur Längsrichtung der Zellen auf, und die Teilung erzeugt also einen inneren Kranz von 8 Zellen und einen äußeren Kranz von 8 Zellen [1]). In dem 2. und dem 3. Kranz aber haben die Zellen eine breite Form, und hier treten die Teilungsfurchen in verticaler Richtung auf [2]). Die Zellen des untersten Kranzes teilen sich erst später, und zwar mit horizontalem oder schiefem Verlauf der Teilungsfurchen.

Nach den genannten Teilungen verwischt sich die kranzförmige Ordnung der Zellen, indem sich die Zellen gegen einander verschieben. Infolge dessen ist es kaum möglich die Reihenfolge der Teilungen weiterhin zu verfolgen. Schon die fünfte und sechste Teilung, von welchen oben die Rede war, finden nicht immer in der regelmäßigen Weise statt, wie sie hier beschrieben wurde.

Im weiteren Verlauf der Furchung zerfallen die oberen Zellkränze in relativ kleine Zellen, während die unteren Zellkränze große Zellen bilden.

Eine Furchungshöhle existirt schon im 8-zelligen Stadium; dieselbe ist jedoch viel kleiner als bei Amphioxus, da sich die Zellen infolge ihres größeren Dottergehaltes mit viel breiterer Fläche an einander legen; aus demselben Grunde ist die Furchungshöhle des Frosches weder nach oben noch nach unten geöffnet. — Während die Furchung fortschreitet, erweitert sich die Furchungshöhle.

Das Endresultat der Furchung ist eine Blastula von kugeliger Form und von folgendem Bau. Man kann an der Blastula zwei Teile unterscheiden, erstens den oberen Teil, an welchem die peripher

---

Spindel; die Richtung der Spindel ist nicht genau vertical, sondern schief von innen nach außen gerichtet, da die untere Hälfte des Blastomers hauptsächlich Dotterbestandteile enthält. Aus eben diesem Grunde bleibt die Spindel in dem oberen Teil des Blastomers, und werden also die unteren Teilzellen viel größer als die oberen.

1) Wenn die Zellen vor der Teilung nicht alle im Centrum zusammenstießen, sondern, von oben gesehen, das Bild der Figur 147 boten, so kann auch ein innerer Kranz von 4 und ein äußerer Kranz von 12 Zellen entstehen (Morgan 1897).

2) Bei dieser Teilung wie bei derjenigen des obersten Zellenkranzes ist es offenbar, daß die Teilungsspindeln in die Längsrichtung der Zellen sich einstellen und folglich die Teilungsfurchen quer zur Längsrichtung der Zelle verlaufen. Vergl. p. 253.

gelegenen Zellen dunkles Pigment erhalten und den ich den animalen Teil nennen will; zweitens den unteren Teil, welcher pigmentlos ist, und den ich als vegetativen Teil bezeichne (Fig. 228). Die Zellen des animalen Teiles sind relativ klein, diejenigen des vegetativen Teiles sehr groß, und an der Grenze gehen die beiden Teile allmählich in einander über. Wenn bei der Blastula durch successive Teilungen die Größe der Zellen abnimmt, bleibt doch der Unterschied der Größe der Zellen bestehen, so daß also in der vegetativen Hälfte stets größere Zellen vorhanden sind als in der animalen (Fig. 237).

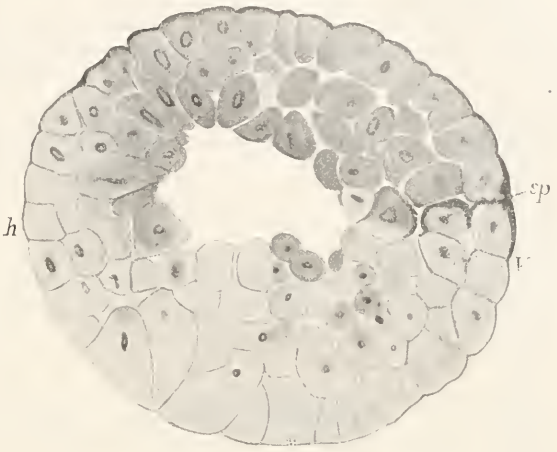


Fig. 228. Sagittalschnitt eines jungen Blastulastadiums von Rana fusca. (Nach O. Schultze, 1899.) *sp* die pigmentirte Bahn des Spermatozoons, *V* Vorderseite, *h* Hinterseite der der entstehenden Gastrula (vergl. p. 250).

Zwischen dem animalen und dem vegetativen Teil liegt die Furchungshöhle. Bei der völlig ausgebildeten Blastula ist die Decke der Furchungshöhle stark gewölbt, der Boden derselben flacher; es hängt dies damit zusammen, daß der vegetative Teil viel massiger ist als der animale (Fig. 237).

Alle Zellen der Blastula enthalten Dotterplättchen, aber in den großen Zellen des vegetativen Teiles ist das deutoplasmatische Material viel reichlicher als in den Zellen des animalen Teiles, welche viel kleiner sind. — Es ist eine Eigentümlichkeit, welche die inäquale Furchung von der discoidalen unterscheidet, daß bei der ersteren auch den kleineren Zellen der Blastula viel Dottermaterial eingelagert ist, während bei der letzteren die Zellen des Blastoderms, welche jenen homolog sind, wenig oder gar keinen Dotter enthalten. Es hängt dies damit zusammen, daß die polare Differenzirung (d. h. der Unterschied des animalen und des vegetativen Teiles der Eizelle) in Bezug auf die Einlagerung des Dotters bei den Eiern der discoidalen Furchung eine viel schärfere ist als bei den Eiern der inäqualen Furchung.

Um auch die Furchung der urodelen Amphibien zu berücksichtigen, will ich über die Furchung des Kammmolches (Triton cristatus Laur.) und über diejenige des Erdsalamanders (Salamandra maculosa Laur.) berichten. Das Ei des ersteren enthält verhältnismäßig wenig Dotter, dasjenige des letzteren ist sehr dotterreich, daher verläuft die Furchung in den beiden Fällen verschieden [1]).

1) Die Furchung der genannten Urodelen weicht von derjenigen des Frosches einigermaßen ab. Manche Urodelen stimmen in Bezug auf die Furchung mit dem Frosch überein, so Amblystoma punctatum (nach Eycleshymer, 1895).

Das Ei von Triton cristatus ist von einer ellipsoidischen Gallerthülle umschlossen, welche außen von einer klebrigen Schicht bedeckt ist. Die Gallerthülle mißt im längeren Durchmesser etwa 5 mm. Der Durchmesser der annähernd kugeligen Eizelle beträgt etwa 2 mm. Direct auf der Eizelle liegt eine dünne Eimembran. Die untere Eihälfte hat einen grünlichweißen Farbton, während die obere Hälfte gewöhnlich gelblichweiß ist, aber manchmal durch braunes Pigment dunkler gefärbt wird. Die Furchung beginnt bei gewöhnlicher Zimmertemperatur 6—7 Stunden nach dem Ablegen des Eies, bei 28° C schon nach 5 Stunden.

Die Furchung des Tritoneies (Triton cristatus) ist von Ebner (1893) in folgender Weise beschrieben worden: Die erste Furche ist eine Meridionalfurche, die zweite senkrecht zur ersten und ebenfalls meridional. Die dritte Furche setzt an der zweiten Furche der oberen Eihälfte parallel der ersten Furche ein und erreicht im Bogen gegen den Aequator gehend die erste Furche. Daher sind im Stadium von 8 Zellen wie beim Frosch 4 obere kleine und 4 untere große Zellen vorhanden. Die Furchen der 4. Teilung sind in der Hauptsache parallel der zweiten, und erreichen, nachdem sie die 4 Mikromeren in 8 geteilt, im Bogen sich fortsetzend die zweite Furche in der Gegend des Aequators, wodurch 4 neue Abschnitte von den Makromeren abgeschnürt werden [1]). Die Furchen der 5. Teilung laufen wieder parallel der ersten und teilen die vorhandenen 12 Mikromeren in 24 und fügen denselben 4 neue Abschnitte hinzu, indem die Fortsetzungen der Furchen wieder 4 Abschnitte von den unteren Blastomeren wegnehmen. Im Stadium von 32 Zellen sind demnach 28 kleinere Zellen und 4 größere Zellen vorhanden. Jedoch verlaufen die Teilungen nicht immer so regelmäßig, und kommen oft individuelle Abweichungen vor. Die Regelmäßigkeit wird auch dadurch gestört, daß die Blastomeren sich gleitend gegen einander verschieben.

Die Blastula von Triton ist schon früher beschrieben und abgebildet worden (Fig. 11, p. 22). Sie besitzt eine geräumige Furchungshöhle und zeigt in der oberen Hälfte kleine, in der unteren größere Zellen.

Das Ei des Erdsalamanders (Salamandra maculosa Laur.) hat eine Größe von 4—5 mm. Es besitzt eine sehr zarte und durchsichtige Eimembran und eine dünne zähe Gallertschicht, welche ein Absonderungsproduct des Eileiters ist. Das Ei wird nicht abgelegt, sondern furcht sich in den Eileitern (vergl. p. 239). Am animalen Pole besitzt das reife Ei eine feinkörnige Scheibe von hellerer Farbe, das Keimfeld.

Die Furchung des Erdsalamanders ist eine totale und inäquale; jedoch nähert sie sich dem Typus der partiellen Furchung. Die erste Furche beginnt auf dem Keimfeld und greift allmählich um das Ei herum, ebenso die zweite Furche, welche senkrecht zur ersten geht. Die dritte Furche ist in ihrem Verlauf nicht constant, indem sie bald in latitudinaler, bald in meridionaler oder schräger Richtung verläuft; die ersten latitudinalen Furchen liegen dem animalen Pol sehr ge-

1) Bei dem amerikanischen Molche Diemyctylus viridescens Raf. verlaufen die ersten Teilungen in ähnlicher Weise wie bei Triton cristatus; es kommt auch ein Stadium mit 12 kleineren und 4 größeren Blastomeren vor. Infolge der häufigen individuellen Abweichungen läßt sich die Regelmäßigkeit der Furchung nicht weiter verfolgen (E. O. Jordan 1893).

nähert (Grönroos, 1893). Manchmal schneiden die ersten Furchen nicht durch die Dottermasse hindurch, so daß die Furchung in den ersten Stadien partiell ist. Auch bei normaler Furchung finden sich die Kerne der unteren Segmente lange Zeit nur in deren obersten Ab-

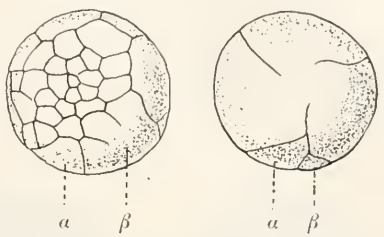


Fig. 229 A u. B. Ein Furchungsstadium von Salamandra maculosa mit 32 Zellen. A Ansicht von oben, B Ansicht von unten. Die Blastomeren im Bereich der Keimscheibe liegen nahezu alle noch in einer einzigen Schichte. Die unteren Blastomeren sind noch nicht völlig von einander getrennt. (Nach Grönroos.) α und β zwei der großen Blastomeren.

schnitten, nahe am Boden der Furchungshöhle. Erst in den spätesten Furchungsstadien verbreiten sich die Kerne in die untersten Abschnitte des Eies (Grönroos). Die Blastula ist derjenigen von Triton ähnlich.

Experimentelle Untersuchungen
über die Furchung des Frosches.

Mit den Eiern des Frosches sind zahlreiche Experimente angestellt worden, deren Ergebnisse nicht allein zur genaueren Kenntnis mancher Entwickelungsvorgänge geführt haben, sondern auch für allgemeine physiologische Fragen von Bedeutung sind. Ich will über die wichtigsten Resultate hier kurz berichten.

Die Lage der Medianebene.

Ueber die Frage, wann und wodurch die Medianebene des entstehenden Embryo des Frosches bestimmt wird, liegen viele Erörterungen vor; die hauptsächlichsten Arbeiten sind diejenigen von Roux, O. Schultze und Kopsch, außerdem haben noch viele andere Forscher sich mit dieser Frage beschäftigt (Newport, Pflüger, O. Hertwig, Jordan und Eycleshymer u. a.).

Wenn die Eizelle das Ovarium verläßt und durch den Eileiter hindurchgeht, kann man an demselben leicht die animale und die vegetative Hälfte unterscheiden, indem die Gegend des vegetativen Poles von Pigment frei ist; da sich ferner an dem animalen Pol die erste und die zweite Richtungsspindel bildet, so kann man sich wohl eine Achse in das Ei hineindenken, welche den animalen Pol und den vegetativen verbindet (die ursprüngliche Eiachse), aber eine Symmetrieebene, welche der späteren Medianebene entsprechen könnte, scheint in dem Ei dieses Stadiums noch nicht vorgebildet zu sein.

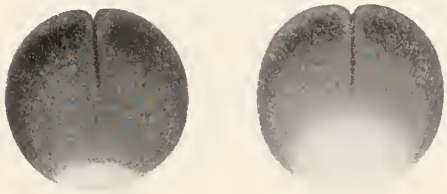
Bei der Besamung tritt das Spermatozoon, wie schon oben gesagt wurde, in der animalen Hälfte des Eies auf einer Seite ein; durch das Spermatozoon wird in dem Ei eine Ebene bestimmt, welche man die Befruchtungsebene nennen kann; sie ist gekennzeichnet durch den Pigmentstreifen, welcher durch das eindringende Spermatozoon in das Ei hineingezogen wird (Fig. 226).

2 bis 3 Stunden nach der Besamung vergrößert sich das helle Feld des vegetativen Poles nach einer Seite hin, so daß der Rand der

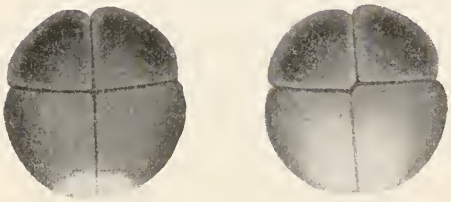
Pigmentirung auf dieser Seite nahe unter dem Aequator liegt (Fig. 230 B). Roux hat gezeigt, daß diese Verschiebung der Pigmentirung in der Befruchtungsebene erfolgt, indem das weiße Feld nach derjenigen Seite hin sich vergrößert, welche der Eintrittsstelle des Spermatozoons gegenüberliegt [1]).

Aus den Experimenten von Roux (1887) hat sich ferner ergeben, daß die Teilungsspindel der ersten Teilung senkrecht zu der Befruchtungsebene steht, und folglich die erste Teilungsebene mit der Befruchtungsebene zusammenfällt [2]). Die erste Teilungsebene ist also senkrecht zu der Berührungsfläche der beiden Vorkerne. — In Fig. 230 ist das Ei zur Zeit des Auftretens der ersten Furche abgebildet, und sieht man, daß das weiße Feld auf der einen Seite höher hinaufreicht als an der anderen (vergl. Fig. 230 A und B).

A Fig. 230. B



A Fig. 231. B



Wenn man das Ei continuirlich weiter beobachtet, bis sich an der Blastula der Beginn der Gastrulation zeigt, so erkennt man, daß die Medianebene des entstehenden Embryo mit der ersten Furchungsebene annähernd zusammenfällt [3]); die Einstülpung der Gastrula beginnt an derjenigen Seite, welche der Eintrittsstelle des Spermatozoons gegenüberliegt, also in der Gegend, wo das weiße Feld am meisten aufwärts reicht [4]) — Bei ganz exacter Aufzeichnung ergiebt sich, daß die Uebereinstimmung zwischen der ersten Furchungsebene und der Medianebene keine ganz genaue, sondern nur eine annähernde ist; ein genaues Zusammentreffen ist nicht zu erwarten, da die erste Furchungsebene im Verlauf der weiteren Furchung durch Ineinandergreifen der Zellen verwischt wird, und da außerdem das Ei durch die Zellenbewegungen während der Furchung kleine Veränderungen seiner Lage erfährt (Kopsch, 1900). Der Winkel zwischen der ersten Teilungsebene und der Medianebene beträgt oft 20—30°; und es kommen manchmal sogar größere Abweichungen

Fig. 230 A u. B und 231 A u. B. Furchungsstadien des Frosches (Rana fusca).

Fig. 230. Beginn der Zweiteilung, A Ansicht von vorn, B von hinten.

Fig. 231. Achtzellenstadium, A von vorn, B von hinten. (Nach O. Schultze, 1899.)

1) Man könnte, wie mir scheint, die Pigmentverschiebung dadurch erklären, daß sich die Pigmenthaube nach der Eintrittsstelle des Spermatozoons zusammenzieht.

2) „Von den unendlich vielen Ebenen, welche durch die Eiachse gelegt werden können, wird diejenige zur Medianebene, in deren Richtung die Copulation der beiden Vorkerne erfolgt“ (Roux, 1887).

3) Diese Thatsache ist von Newport (1854), Plüger (1883) und Roux (1883), nachher von O. Schultze (1887), Kopsch (1895) und anderen beobachtet worden.

4) Siehe Fig. 228 und Fig. 237. Bei Fig. 228 ist an den Zellen der Blastula noch der Pigmentstreif zu erkennen, welcher bei dem Eindringen des Spermatozoons entstanden ist.

vor. Diese stören aber die normale Weiterentwickelung nicht. Es besteht also, wie O. Schultze sagt, zweifellos in der Norm ein gewisses Abhängigkeitsverhältnis zwischen der ersten Teilungsebene und der Symmetrieebene des Embryo; dieses ist aber ein ganz lockeres und nicht derart bedeutungsvoll, daß die Störung desselben zu abnormer Entwickelung oder gar zu Stillstand führen würde [1]).

Für den Fall ganz normaler, d. h. ganz ungestörter Entwickelung ist also festzuhalten, daß die Befruchtungsebene die Lage der ersten Teilungsebene bedingt, und die erste Teilung die Lage der Symmetrieebene (Medianebene) des Embryo.

Im 8-zelligen Studium ist die Lage des hellen Feldes noch dieselbe wie beim Beginn der Furchung; die unteren vier Zellen sind also auf der Befruchtungsseite stärker pigmentirt als auf der entgegengesetzten (Fig. 231 A und B). Bei Rana fusca sind von den vier oberen Zellen oft die beiden auf der Befruchtungsseite gelegenen Blastomeren größer als die beiden anderen, ein Verhalten, das nach Roux bei Rana esculenta constant ist. — Man kann bei aufmerksamer Beobachtung während der ganzen Furchung den Unterschied der Pigmentirung und also auch annähernd die Richtung der ersten Furche erkennen. — Im Blastulastadium ist die Schichte der kleinen Zellen, welche die Decke der Furchungshöhle bildet, auf der Befruchtungsseite (vorderen Seite) etwas dicker als auf der anderen Seite, an welcher die Gastrulation beginnt (O. Schultze). Fig. 237 läßt dies erkennen.

Der Einfluß der Schwerkraft.

Mehrere Vorgänge in der Entwickelung des Frosches stehen unter dem Einfluß der Schwerkraft, indem die Schwerkraft die Lage des Eies bestimmt. Denn, wie schon gesagt wurde, kann sich das Ei in der Eihaut drehen, wenn nach der Befruchtung der perivitelline Raum zwischen dem Ei und der Eihaut entstanden ist; es dreht sich dann der animale Pol nach oben, der vegetative Pol nach unten, da die schwereren Dotterelemente hauptsächlich in der vegetativen Hälfte des Eies angehäuft sind. Umfangreiche Untersuchungen von Pflüger, Born, Roux und O. Schultze haben sich auf die Frage bezogen, wie sich die Entwickelung gestaltet, wenn man die Schwerkraft in anormaler Weise auf das Ei einwirken läßt oder sie durch die Centrifugalkraft ersetzt.

Wenn man das Ei durch Zusatz von etwas Sperma befruchtet, ohne das Ei in Wasser zu bringen und ohne soviel Wasser zuzufügen, daß die Eihüllen quellen könnten, so kann sich der Zwischenraum zwischen dem Ei und der Eihaut nicht bilden (p. 242). Folglich bleibt die Eihaut an der Oberfläche des Eies haften, so daß das Ei oder wenigstens dessen oberste Schichte sich nicht drehen kann und in einer beliebigen Lage gehalten werden kann. Wenn man nun das Ei so aufsetzt, daß der animale Pol nach unten oder nach der Seite steht, so tritt dennoch die erste Furche oben auf dem Ei auf. Daraus hatte Pflüger geschlossen, daß die Schwerkraft einen direkten Einfluß auf die Zellteilung habe. Jedoch wurde von Born nachgewiesen, daß bei diesem Versuche nur die äußerste

1) Es geht auch aus einigen Experimenten von Born hervor, daß die Medianebene nicht unbedingt durch die Ebene der ersten Furchung bestimmt ist. Als Born bei seinen Versuchen über den Einfluß der Schwerkraft (vergl. unten) die Eier so aufsetzte, daß der vegetative Pol nach einer Seite gerichtet war und dann nach unten herabsank, so fiel die Medianebene in den Strömungsmeridian, d. h. der Urmundanfang entstand in demjenigen Meridian und auf der Seite, auf welcher der schwerere weiße Dotter abgesunken war.

Eischicht, welche das Pigment enthält, in der Lage fixirt bleibt, während die innere Masse des Eies mit dem Eikern schon vor Ablauf einer Stunde dennoch die Rotation ausführt, so daß wie bei normalen Verhältnissen der animale Teil mit dem Eikern sich nach oben, der vegetative Teil sich nach unten wendet[1]). Die Schwerkraft hat also keinen direkten Einfluß auf die Zellteilung, sondern sie bestimmt nur die Anordnung der Teile im Ei. Wie schon Pflüger zeigte, können aus solchen umgedrehten Eiern normale Larven entstehen.

Anders wird das Resultat, wenn man die Eier dreht, nachdem die Furchung begonnen hat. Es treten dann mancherlei Abnormitäten auf. Den merkwürdigsten Fall bietet das Experiment von O. Schultze (1894), durch welches Doppelbildungen erzeugt werden; die Eier wurden zwischen horizontalen Glasplatten gepreßt, bis sie sich stark abplatteten; dann wurden die Platten während der ersten Teilung der Eier oder kurz nach derselben umgedreht; nach 24 Stunden wurden die Eier aus dem Apparat herausgenommen. Ein Teil der Eier ergab Zwillinge, nämlich zwei verwachsene Individuen, welche aus den beiden ersten Blastomeren hervorgingen.

Trennung der Blastomeren (Durchschnürungsexperimente)

Mehrere Forscher (O. Hertwig, Ebner, Endres, Herlitzka, Spemann) haben versucht, mittels eines Haares während der Furchung eine Trennung der Blastomeren vorzunehmen. Es gelang Herlitzka durch Umschnürung mit einem Haar die beiden ersten Furchungszellen eines Molches (Triton) von einander zu isolieren; er erhielt aus jeder derselben nicht einen halben, sondern einen ganzen Embryo. Aehnliche Versuche mit gleichem Resultat wurden von Endres gemacht. Neuerdings hat Spemann eine größere Reihe derartiger Experimente veröffentlicht, welche das Resultat von Herlitzka und Endres bestätigen, und aus welchen außerdem folgendes hervorgeht.

Schnürt man Triton-Eier nach der ersten Teilung längs der ersten Furche ein (ohne völlig durchzuschnüren), so bildet sich der Embryo in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle quer zur Ligatur aus; nur in einer kleinen Minderzahl liegt die Medianebene unter der Ligatur.

Läßt man solche im Zweizellenstadium eingeschnürte Eier sich bis zum Blastulastadium entwickeln und zerschnürt sie dann vollends durch stärkeres Anziehen der Ligatur, so gehen aus den beiden Hälften ganze Embryonen von halber Größe hervor.

Schnürt man einen Triton-Embryo während der Gastrulation oder vor der Ausbildung der Medullarplatte durch ein umgeschlungenes Haar in der Richtung der Medianebene ein, so kann man vordere Doppelbildungen (Duplicitas anterior) erhalten. Der Grad der Trennung der Vorderenden hängt von dem Maaß der Schnürung ab.

Die Furchung der flachgedrückten Eier.

Es läßt sich schon bei der normalen Furchung zeigen, daß die Einstellung der Teilungsspindel den physiologischen Gesetzen folgt, welche

1) Wenn man durch fortgesetztes langsames Drehen der Eier die Wiederherstellung der normalen Orientirung der Teile verhindert und eine vollkommene Mischung der Eisubstanzen herbeiführt, so tritt keine Entwickelung ein (O. Schultze). Ebenso bleibt die Entwickelung meist aus, wenn der vegetative Pol genau nach oben gedreht wurde und die Dottermasse nicht seitlich, sondern durch die Mitte des Eies herabsank.

im allgemeinen die Stellung der Spindel in den Zellen bestimmen. Es besteht nämlich überhaupt in allen Zellen eine Wechselbeziehung zwischen den Polen der Spindel und der unter ihrem Einfluß stehenden Protoplasmamasse der Zelle; man kann sich dieselbe als eine wechselseitige Anziehung vorstellen, und daraus folgt, daß sich die Spindel in die Längsrichtung der Zelle einstellt, oder bei dotterhaltigen Zellen in die Längsrichtung des protoplasmatischen Teiles der Zelle[1]). — Es ist schon den älteren Beobachtern der Froschfurchung aufgefallen, daß die Teilungsfurchen meist quer zur Längsrichtung der Zellen gehen. So schrieb K. E. v. Baer (1834): „Eine allgemeine Regel der Teilungen ist, daß wenn an einer Dottermasse (d. h. Furchungszelle) eine Seite entschieden länger ist als die anderen, diese von der Teilung getroffen wird.“ (Vergl. p. 244 u. f.)

Da also der Verlauf der Furchen nicht durch eine geheimnisvolle Beziehung zu der Eiachse, sondern durch die Gestalt der Zellen und anfangs durch die Form und Structur des Eies bestimmt wird, so ist es begreiflich, daß bei künstlicher Gestaltveränderung des Eies der Verlauf der Furchung abgeändert wird.

Pflüger (1884), Born (1893), O. Hertwig (1893), Roux u. a. haben die Furchung flachgedrückter Froscheier beobachtet. Die Eier wurden meist zwischen zwei parallelen Glasplatten so komprimirt, daß sie eine flache kuchenähnliche Gestalt annahmen. Man erhält dann eine abgeänderte Furchung, ganz ähnlich derjenigen meroblastischer Eier, bei welchen die Furchung in einer flachen Keimscheibe stattfindet. Es stellen sich nämlich bei den ersten Teilungen die Spindeln parallel den flachen Seiten, so daß die entstehenden Blastomeren in einer Ebene nebeneinanderliegen. Da das Ei keine homogene Masse ist, sondern die schon früher erwähnten Unterschiede der animalen und vegetativen Hälfte zeigt, so fällt die Furchung verschieden aus je nach der Richtung, in welcher das Ei flachgedrückt wurde. Wir wollen hier nur zwei Fälle betrachten.

Fig. 232 zeigt die Furchung eines Eies, welches durch horizontale Platten senkrecht zur Eiachse comprimirt wurde. Die erste Furche teilte das Ei in zwei gleiche Hälften, die zweite ging senkrecht zu der ersten; die zweite Furche geht im vorliegenden Fall nicht durch die Mitte des Eies, offenbar weil das Ei nicht ganz genau in der Richtung der Achse comprimirt wurde oder die Dottermasse der vegetativen Hälfte sich bei der Compression des Eies etwas verschoben hatte (in

1) O. Hertwig hat die Gesetzmäßigkeit der Spindeleinstellung in folgender Weise ausgedrückt: „Die Kernspindeln stellen sich so ein, daß die beiden Pole der Teilungsfigur in der Richtung der größten Protoplasmamassen zu liegen kommen, etwa in der Weise, wie die Lage der Pole eines Magneten durch Eisenteile in seiner Umgebung beeinflußt wird.“ Roux formulierte das Gesetz in folgender Weise: „Die Kernspindel der Furchungszellen stellt sich in die, resp. in eine Richtung festesten Gleichgewichtes der traktiven Einwirkungen der Protoplasmamasse.“ Ich möchte folgenden Ausdruck wählen: Bei der Wechselwirkung oder Anziehung, welche zwischen den Polen der Spindel und dem Protoplasma stattfindet, stellt sich die Spindel in die Lage stabilen Gleichgewichtes. Es läßt sich durch mathematische Betrachtung leicht zeigen, daß bei einer länglichen (ovalen, rechteckigen oder spitzwinkligen) Zelle die Spindel nur in der Längsrichtung im stabilen Gleichgewicht sich befindet. — Ich habe die Einstellung der Spindel bei flachgedrückten Echinodermeneiern beobachtet. (Ueber Furchung unter Pressung, Verhandl. d. anat. Gesellschaft 1894), sowie bei Nematodeneiern (Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge bei Nematoden, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, 1895). Ich habe für die Einstellung der Spindel die Bezeichnung Taxis vorgeschlagen, noch bestimmter wäre wohl Karyotaxis (in Anlehnung an das Wort Karyokinese).

der Figur nach unten). Die Furchen der dritten Teilung, welche bei normaler Furchung horizontal gehen, verlaufen hier vertical, ebenso die Furchen der vierten Teilung, welche punktirt angegeben sind.

Fig. 232.

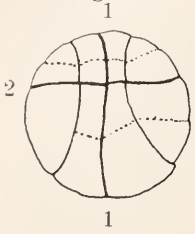


Fig. 233.

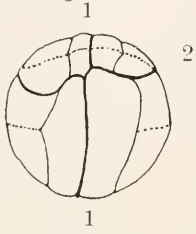


Fig. 232. Furchung eines axial comprimirten Froscheies. (Nach Born.) Die Furchen der ersten und zweiten Teilung sind durch dicke Linien dargestellt, die Furchen der vierten Teilung punktirt.

Fig. 233. Furchung eines parallel der Eiachse comprimirten Froscheies. (Nach Born.)

Wenn das Ei parallel der Eiachse zwischen vertikalen Platten comprimirt wird, so geht die erste Furche vertical und teilt das Ei in zwei gleiche Hälften; die zweite Furche teilt dann jede Hälfte quer, aber nicht in der Mitte, sondern höher oben, nahe am animalen Pol, da ja die untere Hälfte des Eies die Hauptmasse des Dotters enthält. Auch bei der dritten und vierten Teilung stellen sich die Spindeln annähernd parallel den Platten, so daß im 16-zelligen Stadium noch alle Blastomeren in einer verticalen Ebene liegen.

Besonders bemerkenswert ist noch die Thatsache, dass solche zwischen Platten flachgedrückte Eier, welche in der beschriebenen Weise sich gefurcht haben, dennoch sich weiter entwickeln. Obgleich die Blastomeren des Eies in einer ganz ungewöhnlichen Weise angeordnet sind, folgt doch eine annähernd normale Gastrulation und die Entwickelung des Medullarrohrs. O. Hertwig (1893) und T. H. Morgan (1897) ziehen aus dieser Thatsache den Schluß, daß die Kernteilungen der ersten Furchungsperiode keine gesetzmäßige Beziehung zu der Bildung des Embryo haben, und daß die Kerne zu dieser Zeit alle equivalent sind.

Experimente über die physikalischen und chemischen Bedingungen der Froschfurchung.

A. Das Sauerstoffbedürfnis. Wenn in Furchung begriffene Froscheier von der Luft abgeschlossen werden, so bleiben sie doch einige Zeit lebend und können sich sogar weiterentwickeln, allerdings mit verminderter Geschwindigkeit. Ich betrachte diese Unempfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel als eine Anpassungserscheinung, indem sie bewirkt, daß diejenigen Eier, welche im Innern des dicken Laichklumpens liegen, sich trotz des geringen Gasaustausches weiterentwickeln können.

Ich hebe aus den Ergebnissen der Experimente von Samassa, Roux, O. Schultze, E. Godlewski u. a. folgendes hervor. Wenn die in Furchung begriffenen Eier gar keinen Sauerstoff mehr erhalten, so wird die Furchung verlangsamt und kommt nach einigen Teilungen zum Stillstand: der Sauerstoffmangel hemmt die Zellteilung[1]). Wird solchen Eiern wieder Sauerstoff zugeführt, so geht die Entwickelung weiter und verläuft gewöhnlich normal. — Von der Zeit der Gastrulation an haben die Eier ein größeres Bedürfnis an Sauerstoff als während der Furchung;

1) Bei den meisten anderen Eiern (von Echinodermen, Nematoden u. s. w.) führt Sauerstoffmangel viel rascher den Stillstand der Zellteilungen herbei.

die Atmungsenergie nimmt mit dem Fortschritt der Entwickelung zu. — Die Empfindlichkeit gegen Sauerstoffentziehung hängt viel von der Individualität der einzelnen Eier ab.

Wenn Eier in Röhrchen eingeschlossen sind, so wirkt nicht allein der Sauerstoffmangel hemmend auf die Eier ein, sondern auch die toxische Wirkung der sich anhäufenden Kohlensäure (Godlewski, 1901).

Wenn man Eier im Sauerstoffstrom sich entwickeln läßt, so geht die Furchung rascher vor sich als unter normalen Umständen bei gleicher Temperatur (Godlewski, 1901).

B. Chemische Beeinflussung der Furchung. O. Hertwig (1895) hat gezeigt, daß die Furchung des Frosches durch einen geringen Kochsalzgehalt des umgebenden Wassers erheblich beeinflußt wird, und daß das Froschei für sehr kleine Schwankungen des Kochsalzgehaltes empfindlich ist. Eier von Rana esculenta werden in einer Kochsalzlösung von 1 Proc. nicht in Zellen zerlegt, sondern es treten nur am animalen Pol Spuren der ersten und der zweiten Furche auf. Aber schon in einer 0,9-proc. Lösung wird das Ei, wenn auch in verlangsamter Weise, vollständig in Zellen zerlegt, zerfällt jedoch noch vor Ausbildung der normalen Blastula. In einer 0,8-proc. oder 0,7-proc. Lösung wird die Furchung bis zum Blastulastadium durchgeführt, aber nur bei noch schwächerem Salzgehalt tritt die Gastrulation ein. Bei der Furchung in 0,9—0,7-proc. Lösung ist beachtenswert, daß die Furchung verlangsamt ist, und daß sich die vegetative Hälfte des Eies in ihrer Entwickelung am stärksten gehemmt zeigt. In einleuchtender Weise wird dies von O. Hertwig dadurch erklärt, daß der Kochsalzgehalt die Entwickelungsenergie herabsetzt, und daß diese verminderte Teilungsenergie sich da am meisten äußert, wo das Protoplasma am spärlichsten zwischen den mehr passiven Dottermaterialien verteilt ist und daher eine größere Arbeit bei der Zellteilung durch Bewältigung des passiven Materials zu verrichten ist.

Bei einem Salzgehalt des Wassers von 0,6 Proc. führen Furchung und Gastrulation zur Entstehung des embryonalen Körpers, jedoch ist die Gastrulation abgeändert, insbesondere dadurch, daß der Dotterpfropf zu groß bleibt und nicht in das Innere des Embryo aufgenommen wird. Davon wird später die Rede sein (p. 272).

Nach den Experimenten von Gurwitsch (1896) hat Lithiumchlorid eine ganz ähnliche Wirkung wie Kochsalz. Eier von Rana fusca, welche in einer Lösung von Lithiumchlorid von 0,7—0,8 Proc. gezüchtet wurden, zeigten ein auffallendes Zurückbleiben der Furchung der weißen Hemisphäre; in vielen Fällen blieb die letztere ganz ungefurcht, in anderen Fällen wurde sie nur von den ersten zwei Furchen durchschnitten.

In Lithiumlösung von 0,5 Proc. findet zwar die Furchung der vegetativen Eihälfte statt, aber es zeigt sich bei der Gastrulation eine Abnormität insofern, als die Rusconi'sche Rinne nahe am Aequator des Eies um das Ei herumgeht; der Dotterpfropf ist also sehr groß und die Masse der Dotterzellen kann nicht völlig in das Innere der Gastrula aufgenommen werden.

C. Beeinflussung der Furchung durch die Temperatur. Gegen niedrige Temperatur sind die Eier des braunen Frosches (Rana fusca) auffallend unempfindlich. Auch darin kann man eine Anpassung sehen, da ja im ersten Frühjahr, wenn diese Art laicht, oft noch kaltes Wetter eintritt.

Die Versuche über die Entwickelungsfähigkeit bei niederer Temperatur sind von O. Hertwig (1894, 1896 und 1898) und von O. Schultze (1894 und 1899) gemacht worden. Es ergab sich, daß befruchtete Eier in einer Eiskammer bei einer Temperatur von 0° bis höchstens 1° C sich langsam, aber stetig entwickeln. Bis zur Gastrulation vergeht in diesem Falle eine Zeit von 30 Tagen (O. Schultze). Die niedere Temperatur bringt während der Furchung eine Störung nur insofern hervor, als ein Zurückbleiben der Teilungen in der vegetativen Hälfte des Eies eintritt. Wenn die Eier nicht allzulange in der Eiskammer verbleiben, wenn sie nämlich nach 14 Tagen herausgenommen werden, so können aus den Eiern unter Ausgleich der eingetretenen Störung doch noch normale Quappen entstehen. Läßt man die Kälte länger einwirken, so schreiten die Zellteilungen langsam fort, aber die Entwickelung führt zu Mißbildungen.

Die höchste Temperatur, bis zu welcher man eine normale Entwickelung der Eier beobachtet, beträgt bei Rana fusca 24° C, bei Rana esculenta 32—33° C (O. Hertwig). Sobald die Temperatur etwas höher steigt, tritt anormale Entwickelung ein; am vegetativen Pol schneiden die Furchen nicht durch. So entstehen Gastrulae mit abnorm großem Dotterpfropf und aus ihnen gespaltene Embryonen (Embryonen mit Spina bifida).

Die Schädigung, welche durch zu hohe Temperatur an den Zellen hervorgebracht wird, zeigt sich zunächst in verminderter Teilungsenergie, später in Wärmestarre. Bei verminderter Teilungsenergie kann die große Dottermasse nicht mehr durchgeteilt werden. Wenn man die Eier erst dann der höheren Temperatur aussetzt, wenn die Dottermasse in zahlreiche Zellen zerlegt ist, so werden etwas höhere Grade ertragen; dann entwickeln sich die Eier von Rana fusca bei 28° C fast alle in normaler und sehr beschleunigter Weise, und geht die Entwickelung sogar bei noch höherer Temperatur (29—35°) eine Zeit lang weiter (O. Hertwig).

Innerhalb der zulässigen Temperaturgrenzen (also zwischen 0° und 24, resp. 33°) hängt die Geschwindigkeit der Entwickelung von der Höhe der Temperatur ab. So ist das Ei von Rana esculenta nach 24 Stunden bei 15° C noch im Blastulastadium, während bei 32° in dieser Zeit schon ein Embryo mit Rückenmark und Chorda entstanden ist, an welchem schon Kopf und Schwanzende hervortreten. Am 6. Tage befindet sich das Ei bei einer Temperatur von 2—5° noch im Blastulastadium, bei einer Temperatur von 15° ist ein Embryo mit Rückenmark und Chorda entstanden (wie bei 32° nach 24 Stunden), bei 32° sind lebhaft schwimmende Kaulquappen entstanden mit langem Ruderschwanz, mit Hornzähnchen im Mund, mit Kiemen, die in eine Kiemenhöhle eingeschlossen sind, und mit spiralig aufgerolltem Darmkanal (O. Hertwig).

Andere Experimente.

O. Hertwig (1897) rotierte die Eier auf einer Scheibe mit solcher Geschwindigkeit, daß die Centrifugalkraft stärker auf das Ei wirkte, als unter normalen Verhältnissen die Schwerkraft wirkt. Dadurch wurde eine stärkere Sonderung der protoplasmatischen und der deutoplasmatischen Bestandteile des Eies herbeigeführt, indem sich die schweren Dotterplättchen nach der äußeren Seite der Rotationsscheibe verschoben

und auf dieser Seite ansammelten [1]). Infolgedessen trat partielle Furchung ein, da die Furchungsteilungen die dicht angesammelte Dottermasse nicht durchzufurchen vermochten. So wurde also die totale inäquale Furchung des Frosches experimentell in den discoidalen Furchungstypus der Teleosteer, Selachier und Amnioten übergeführt. Die Eier verlieren dabei die Entwickelungsfähigkeit nicht; wenn man dieselben im Blastulastadium von dem Apparat abnimmt, entwickeln sie sich zu Larven, bei welchen freilich Mißbildungen häufig sind.

Fig. 234. Blastula nach experimentell erzeugter partieller Furchung des Froscheies. (Nach O. Hertwig.)

Interessante Versuche sind auch in der Weise angestellt worden, daß man einzelne Furchungszellen abtötete; selbstverständlich genügt es, den Kern und dessen Umgebung lebensunfähig zu machen, um die weitere Furchung des betroffenen Blastomers zu verhindern.

Roux (1888) hat im zweizelligen Stadium die eine der beiden Zellen mittelst einer eingestochenen heißen Nadel abgetötet [2]); die unverletzte Zelle entwickelte sich weiter wie bei der normalen Entwickelung und erzeugte im Blastula- und im Gastrulastadium einen halben Embryo (Hemiembryo lateralis). Dieser Befund paßt zu der früher erwähnten Beobachtung, daß die erste Teilungsebene bei normaler Entwickelung der Medianebene des entstehenden Embryo entspricht (vergl. p. 250). — Während der Furchung wandern in die abgetötete Eihälfte Kerne ein, welche von Furchungskernen der sich entwickelenden Hälfte abstammen (Fig. 235). Die ersten Kerne, welche in dieser Weise einwandern, erfahren in der Dottermasse des abgestorbenen Blastomers eine ähnliche Umwandlung wie die Dotterkerne meroblastischer Eier; sie erreichen eine außergewöhnliche Größe und bilden auch Gruppen von Kernen verschiedener Größe (Kernnester). Es wandern aber weiter Kerne ein, und diese bewirken eine Zerlegung der Masse in Zellen, gewissermaßen eine nachträgliche Furchung (Postgeneration).

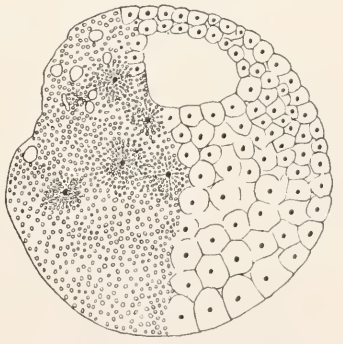


Fig. 235. Blastula des Frosches (Rana esculenta) nach Abtötung eines Blastomers des Zweizellen-Stadiums (Semiblastula lateralis). (Nach Roux, 1888.)

Die Entstehung von halben Embryonen wurde in ähnlicher Weise wie von Roux auch von H. Endres und H. E. Walter, sowie von T. H. Morgan beobachtet. Ferner stellte O. Hertwig (1893) solche Versuche an, kam aber zu anderen Ergebnissen; er fand, daß „bei vollständiger

1) „An Durchschnitten findet man, wenn man sie mit starken Vergrößerungen durchmustert, alle großen und daher verhältnismäßig schweren Dotterplättchen nach dem vegetativen Pol hin dicht zusammengedrängt; die animale Hälfte ist in gleichem Maße protoplasmareicher geworden."

2) Eine Beschreibung der Methode findet man im Anatom. Anzeiger, Bd. 9, 1894, p. 251. — Als Instrument diente eine dicke Präparirnadel, an welcher 12 mm hinter der Spitze eine 7 mm dicke Messingkugel als Wärmeträger angebracht ist.

Zerstörung von einer der beiden ersten Teilhälften des Eies die überlebende Hälfte sich zu einem ziemlich normal beschaffenen, nur mit Defecten an untergeordneten Körpergegenden versehenen Embryo entwickelt".

Samassa (1895) hat im achtzelligen Stadium die vier unteren (vegetativen) Zellen durch Inductionsschläge abgetötet; er konnte die Entwickelung bis zu dem Gastrulastadium verfolgen, welches eine auffallende Aehnlichkeit mit der discoidalen Gastrula der Teleosteer oder Selachier besitzt (Fig. 236). Auf der Dorsalseite sieht man die Gastrulaeinstülpung, auf der Ventralseite den Umwachsungsrand, welcher über die Dotterkugel herabrückt.

Fig. 236. Gastrula des Frosches (Rana fusca) nach Abtötung der 4 unteren Zellen des Achtzellen-Stadiums. (Nach Samassa.)

Es ist nicht möglich, daß ich hier alle Experimente anführe, welche an Froscheiern angestellt wurden. Es ist auch vielfach die Deutung der Befunde noch ganz strittig. Ich habe aus der großen Litteratur nur diejenigen Experimente herausgegriffen, welche mir von besonderer Wichtigkeit zu sein schienen. Einige Versuche werden noch später erwähnt (p. 271). Im Uebrigen muß ich auf die Schriften von Roux, O. Hertwig und O. Schultze verweisen, sodann auch auf das von Roux herausgegebene Archiv für Entwickelungsmechanik, in welchen viele experimentelle Untersuchungen an Froscheiern veröffentlicht sind.

Blastula und Gastrula.

Anuren.

Zur Einführung dienen die Arbeiten von Goette (1874), O. Hertwig (1882 u. 1883), T. H. Morgan (1897), O. Schultze (1899).

Demonstrationsmittel: Wandtafeln von Leuckart und Chun, Neue Serie, No. 5 u. 9, gezeichnet von L. Will. — Wachsmodelle von Friedrich Ziegler, Freiburg i. B., Serie 25.

Bei der Darstellung der Keimblätterbildung der Amphibien empfiehlt es sich, 2 Typen zu unterscheiden. Für den ersten können Rana (Frosch), Bufo (Kröte) und Bombinator (Unke), für den letzteren Triton (Wassermolch) und Amblystoma (Axolotl) als Beispiel dienen; Wahrscheinlich folgen dem ersten Typus die meisten Anuren[1]), dem letzteren alle urodelen Amphibien.

Wir betrachten zuerst die Gastrulation bei den anuren Amphibien, speciell bei dem Grasfrosch, Rana fusca R.

Die Entwickelung des Frosches ist insofern geschichtlich von Be-

1) Unter den Anuren nimmt die Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) eine Sonderstellung ein; hier ist der Dotter viel reichlicher vorhanden als bei den übrigen Anuren, und zeigt die Entwickelung Aehnlichkeiten mit der Urodelen- und mit der Teleosteerentwickelung. Ebenso verhalten sich wahrscheinlich auch die Eier derjenigen Anuren, welche keine freilebenden Larven haben, da diese Eier relativ sehr viel Nahrungsdotter enthalten (vergl. p. 235—238).

deutung, als man beim Frosch früher als bei anderen Wirbeltieren das Blastula- und das Gastrula-Stadium erkannte.

Remak kam schon 1850 zu der Ansicht, daß die von Rusconi beobachtete Höhle die Nahrungshöhle (Gastralhöhle) ist und daß diese die vorher bestehende Baer'sche Höhle (Furchungshöhle) verdrängt. Remak wußte auch schon, daß die Nahrungshöhle durch eine blindsackartige, von außen nach innen vordringende Einstülpung gebildet wird. Eine genauere Darstellung wurde daan von Goette (1875) in seiner Entwickelungsgeschichte der Unke gegeben. Darauf lehrte Haeckel (1875) die genannten Entwickelungsvorgänge im Lichte der Gastrulatheorie verstehen, indem er sie mit den primitiveren Entwickelungsformen des Amphioxus verglich, welche durch Kowalevsky (1867) bekannt geworden waren [1]).

Der Bau der Blastula des Frosches wurde schon früher erwähnt (p. 247). Man unterscheidet den animalen Teil, welcher aus relativ kleineren und pigmenthaltigen Zellen besteht, und den vegetativen Teil, welcher aus größeren Zellen zusammengesetzt und auch durch das Fehlen des Pigments ausgezeichnet ist (Fig. 237). Zwischen dem animalen und dem vegetativen Teil liegt die Furchungshöhle; jedoch ist zu beachten, daß der animale Teil ringsum etwas tiefer herabreicht als der Boden der Furchungshöhle. An der Grenze des animalen und des vegetativen Teiles gehen die kleineren pigmentirten und die großen pigmentlosen Zellen allmählich durch Zwischenformen in einander über; die Grenze ist daher keine scharfe, aber doch einigermaßen bestimmbar.

Die obersten Zellen des animalen Teiles fügen sich zu einem einschichtigen Epithel zusammen [2]). Die Schichte der darunter gelegenen Zellen ist auf derjenigen Seite, welche der Gastrulation gegenüberliegt, etwas dicker als auf derjenigen Seite, auf welcher die Gastrulation beginnt (Fig. 237), wie dasselbe auch bei manchen meroblastischen Eiern beobachtet wird (z. B. Forelle, Selachier).

Der erste Anfang der Gastrulation zeigt sich eine kurze Strecke unterhalb des Aequators des Eies in dem Uebergangsgebiet des ani-

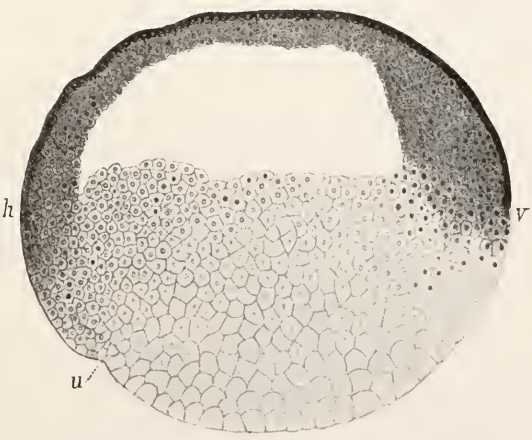


Fig. 237. Sagittalschnitt durch eine ältere Blastula von Rana fusca mit dem Anfang der Gastrulation. (Nach O. Schultze, 1899.) *V* Vorderseite, *h* Hinterseite, *u* beginnende Einstülpung der Gastrulation.

1) Ich verweise auf folgende Publicationen, in welchen überhaupt die embryologische und phylogenetische Bedeutung der Gastrulation zum ersten Mal dargelegt wurde: Ernst Haeckel, Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschrift, Bd. 8, 1874. — Die Gastrula und die Eifurchung der Tiere. Jenaische Zeitschr., Bd. 9, 1875, p. 429.

2) Goette (1874) bezeichnet den animalen Teil der Blastula als primäre Keimschicht, das oberflächliche Epithel als Deckschicht, die übrigen Zellen desselben als Grundschicht. — Die Deckschicht ist der Deckschicht der Teleosteer ähnlich (p. 176).

malen und des vegetativen Teiles der Blastula. Wie schon früher gesagt wurde (p. 250), findet der Beginn der Gastrulaeinstülpung in der Regel an derjenigen Stelle statt, wo das helle Feld am weitesten nach oben reicht, also an derjenigen Seite, welche der Befruchtungsseite entgegengesetzt ist (vergl. Fig. 237 mit Fig. 228).

Als Anfang der Gastrulation erscheint eine kleine Rinne, welche sich in horizontaler Richtung an der Grenze der animalen und der vegetativen Zellen hinzieht (Fig. 237); sie verlängert sich nach den Seiten und nimmt also die Gestalt eines Kreisbogens oder Halbmondes an. Man kann diese Rinne nach ihrem Entdecker die Rusconi'sche Rinne[3]) nennen (Fig. 238).

Die Lage der Rinne bezeichnet die Medianebene des entstehenden Embryo; denn diese ist durch die Eiachse und durch die Mitte der Rinne bestimmt. Von der Mitte der Rinne nach dem animalen Pol

Fig. 238.

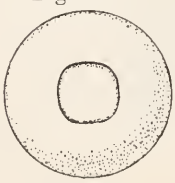
Fig. 239. 

Fig. 238. Gastrula des Frosches mit halbkreisförmiger Rusconi'scher Rinne, von unten gesehen. (Nach O. Hertwig.)

Fig. 239. Aeltere Gastrula des Frosches mit kreisförmiger Rusconi'scher Rinne, von unten gesehen. (Nach O. Hertwig.)

hin entwickelt sich die künftige Dorsalseite; die Concavität des Bogens der Rinne ist ventralwärts gerichtet. Die obere Lippe der Rinne ist die dorsale Blastoporuslippe.

Die Rinne ist trotz ihrer geringen Tiefe sehr deutlich erkennbar, weil das Pigment sich an derselben scharf absetzt. Auf einem Medianschnitt Fig. 237 sieht man, daß an dieser Stelle ein Einstülpungsvorgang sich eingeleitet hat und daß die Zellen der animalen Hälfte von der Rinne her einwärtsgeschoben werden; daher wird bei der Bildung der Rinne das Uebergangsgebiet der kleinen pigmentirten und der großen pigmentlosen Zellen in das Innere gezogen.

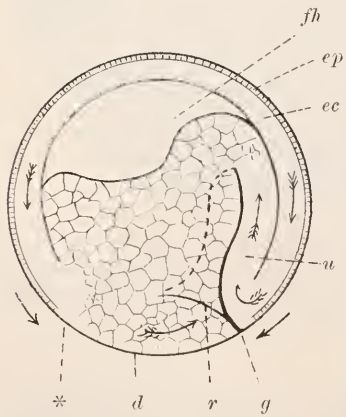


Fig. 240. Schema eines Medianschnittes durch die Gastrula eines Batrachiers (die Contouren nach Goette's Entwickelungsgeschichte der Unke). Die Pfeile geben die Richtung der Zellenbewegungen an. Die punktirte Linie bezeichnet die seitliche Grenze des Gastralspaltes. *d* große Dotterzellen, *ep* epitheliale Deckschicht des Ektoderms, *ec* Ektoderm, *fh* Furchungshöhle, *g* Mündung des Gastralspaltes (Rusconi'sche Rinne), *r* Rusconi'sche Rinne (seitlicher Teil), *u* untere Schichte. Bei * Uebergang von den kleinen Zellen des animalen Teiles zu den großen Dotterzellen.

1) Ich bilde diesen Namen im Anschluß an die übliche Bezeichnung Rusconischer After, welche ich nicht gebrauchen will. Man bezeichnet als Rusconi'schen After den Inhalt des Kreises, wenn sich die Rusconi'sche Rinne zum Kreise geschlossen hat (Fig. 239). Der Rusconi'sche After entspricht also nicht dem After, sondern dem Blastoporus.

In welcher Weise diese Einstülpung vor sich geht, ist aus der beistehenden schematischen Figur zu ersehen (Fig. 240). Der Einstülpungsvorgang kann in mechanischer Hinsicht daraus abgeleitet werden, daß der animale Teil der Blastula, in welchem lebhafte Zellvermehrung stattfindet, das Bestreben hat sich auszubreiten; an der dorsalen Blastoporuslippe werden die sich abwärts vorschiebenden Zellen nach innen und dann nach oben gedrängt, so daß also ein wirklicher Umschlag der Zellenschichte, eine wirkliche Einstülpung derselben, stattfindet. Die beiden Schichten, welche man im Gebiet der Gastrulation beobachtet, kann man einstweilen als die obere und die untere Schichte bezeichnen. Unter der unteren Schichte bildet sich die Gastralhöhle; sie ist in der schematischen Figur nur durch eine Linie angedeutet: in der That erscheint ihr Lumen erst spät (Fig. 241). Infolge dessen kann man die an der dorsalen Blastoporuslippe stattfindende Umstülpung daraus erklären, daß die herabdringenden Zellen der oberen Schichte an den Dotterzellen Widerstand finden und deshalb ihre Bewegungsrichtung ändern müssen[1].

Wie in der schematischen Figur angedeutet ist, sind die ventral von der Rusconi'schen Rinne befindlichen Zellen ebenfalls in einer einwärtsgehenden Bewegung begriffen; in dem Maße, als an der Dorsalseite die untere Schichte nach oben vorrückt, werden die am Vorderende derselben mit ihr zusammenhängenden Dotterzellen nach innen eingestülpt, und gleichzeitig folgt die ganze Masse der Dotterzellen nach.

1) Goette hat in seiner Entwickelungsgeschichte der Unke (1874, p. 129—132) zuerst den Versuch gemacht, die bei der Gastrulation der anuren Batrachier auftretenden Zellverschiebungen in ihrem causalen Zusammenhang zu erfassen. Goette nennt bei dem Blastulastadium den animalen Teil die „primäre Keimschicht"; dieselbe ist bei der Blastula „so über die compacte Masse der Dotterzellen gestülpt, daß sie den größeren Teil der Kugeloberfläche, jene Masse nur den kleineren unteren Teil derselben herstellt". „Die oberflächliche Lage der Zellen der primären Keimschicht schließt sich zu einem Epithel zusammen und bildet die Deckschicht, die übrigen Zellen die Grundschicht." Das Centrum der letzteren wird nun allmählich dünner, während ihre Randzone an Mächtigkeit zunimmt; es entsteht ein „Randwulst" der primären Keimschicht. An der unteren Grenze desselben tritt die Rusconi'sche Furche auf; dieselbe beginnt halbkreisförmig an der Dorsalseite und schließt sich dann zu einem Kreise. Von der Furche aus dringt eine Spalte ins Innere ein, indem sie an der Innenfläche des Randwulstes hingleitet und denselben von der Masse der Dotterzellen trennt. „Aber nur an der Rückenseite des künftigen Embryo setzt sie sich über den Bereich des Randwulstes hinaus aufwärts fort, in dem übrigen Umfange macht sie nur den lippenförmigen Saum der Keimschicht frei, welcher bei der darauffolgenden Ausdehnung der letzteren beständig gegen den unteren Pol vorrückt; so wird der von diesem Saum eingeschlossene Teil der Dotterzellenmasse (der Dotterpfropf) immer mehr zusammengeschnürt." — Diese Vorgänge erklären sich in folgender Weise. Die Embryonalzellen sammeln sich offenbar deshalb in der Randzone der primären Keimschicht an, weil ihr Vorrücken in centrifugaler Richtung dort durch den Widerstand der Dotterzellenmasse eine Verzögerung erfährt. Die wachsende Verdickung überwindet diesen Widerstand allmählich, indem sie die anstoßenden Dotterzellen aufwärts gegen die Keimhöhle (Furchungshöhle) hin drängt. Die Dotterzellen bewegen sich also, wenn auch langsam, gerade in entgegengesetzter Richtung wie die primäre Keimschicht; daher erfolgt eine Sonderung, welche von der Rusconi'schen Rinne aus in die Tiefe vordringt; „endlich sucht auch der gestaute Strom der Zellen der primären Keimschicht für sich selbst einen leichteren Abfluß und findet ihn in derselben Richtung, wohin schon die von ihm gedrängten Dotterzellen auswichen. Im Anschluß an die letzteren bewegen sich also die im Randwulste am weitesten vorgerückten Embryonalzellen an der Innenseite der primären Keimschicht aufwärts" und bilden die secundäre Keimschichte. „Dieser ganze Vorgang wird zuerst an der Rückenseite deutlich und setzt sich von hier aus mit verminderter Energie um das ganze Ei fort."

Dabei rückt an der Ventralseite die Uebergangsstelle der kleinen pigmentirten Zellen und der großen Dotterzellen tiefer herab und nähert sich der dorsalen Blastoporuslippe; bei dieser Bewegung ist offenbar als wirkende Kraft auch das schon oben erwähnte Ausdehnungsbestreben des animalen Teiles der Blastula in Betracht zuziehen. Die eben genannte Uebergangsstelle ist in Fig. 240 und Fig. 12 d. Taf. durch ein * bezeichnet. — Diese Stelle muß man als die ventrale Blastoporuslippe ansehen. Man könnte vielleicht zunächst geneigt sein, die von den Dotterzellen gebildete ventrale Lippe der spaltförmigen Gastrulahöhle als ventrale Blastoporuslippe zu bezeichnen (Fig. 240 bei *g*); aber wenn man die Entwickelung des Frosches mit derjenigen des Amphioxus vergleicht, so muß man die ganze Masse der Dotterzellen dem Entoderm zurechnen; offenbar ist bei den Amphibien die Gastrulahöhle während der Gastrulation infolge des großen Volumens der Dotterzellenmasse sehr verkleinert, und hat der ventrale Rand der Gastralhöhle gar keine morphologische Wichtigkeit; daher ist es richtiger, die oben genannte Stelle bei * als ventrale Blastoporuslippe zu bezeichnen. Man möge beachten, daß an dieser Stelle in den ersten Stadien der Gastrulation eine Einstülpung oder ein Umschlag nicht stattfindet. Da die Einstülpung der animalen Schichte anfangs nur an der Dorsalseite stattfindet, so erklärt es sich, daß die Rinne, welche das äußere Zeichen dieser Einstülpung ist, anfangs nur die Form eines Hufeisens oder Kreisbogens und nicht die Form eines Kreises hat (Fig. 238).

Nachdem wir nun an der Gastrula auf Grund der stattfindenden Bewegungsvorgänge die dorsale und die ventrale Blastoporuslippe bestimmt haben, werden wir natürlich weiterhin die äußere Zellschichte der Gastrula als Ektoderm bezeichnen; das Ektoderm ist aus dem animalen Teil der Blastula hervorgegangen; jedoch entspricht es demselben insofern nicht vollständig, als der animale Teil durch die an der dorsalen Blastoporuslippe stattfindende Einstülpung auch bei der Bildung der unteren Schichte beteiligt ist; das Ektoderm besteht aus kleinen pigmentirten Zellen, und man kann in demselben die vorhin erwähnte einschichtige Zellenlage die Deckschicht und die darunter folgende mehrschichtige Zellenlage die Grundschicht unterscheiden. — Zum Entoderm der Gastrula gehört sowohl die ganze Masse der Dotterzellen als auch die an der Dorsalseite der Gastrulahöhle befindliche untere Schichte (Fig. 240 und 241). In der letzteren beginnt jedoch zu dieser Zeit schon eine Differenzirung einzutreten, indem sich eine einfache Zellenlage als den Gastralraum begrenzendes Epithel (Entoderm im engeren Sinne, Enteroderm) von den darüber liegenden Zellen sondert und die letzteren Chorda und Mesoderm bilden; darauf werden wir später zurückkommen (p. 273 u. f.).

Die untere Schichte schließt sich seitlich unter allmählichem Uebergang an die Masse der Dotterzellen an (Fig. 254). An ihrem Vorderende geht sie in einen Wulst von Dotterzellen über, welchen sie bei ihrem Vordringen vor sich her schiebt; dieser hängt mit der übrigen Masse der Dotterzellen zusammen und bildet den vorderen Abschluß der Gastralhöhle. — Indem weiterhin die untere Schichte nach vorn vorrückt, und die Gastralhöhle sich erweitert, wird die Furchungshöhle verkleinert und schließlich vollständig verdrängt (Fig. 241 und 245); die an der Vorderwand der Gastralhöhle befindlichen Dotterzellen fügen sich der übrigen Masse der Dotterzellen an.

Wir haben also späterhin in dem Embryo nur noch eine einzige Höhle, die Gastralhöhle oder Darmhöhle.

Die zwischen der dorsalen und der ventralen Blastoporuslippe befindliche Masse von Dotterzellen nennt man den Dotterpfropf; es wurde schon oben gesagt, daß die ventrale und die dorsale Blastoporuslippe gegen einander rücken; dabei wird natürlich der Dotterpfropf immer kleiner. Die Rusconi'sche Rinne, welche früher nur einen Teil eines Kreises bildete, schließt sich zu einem vollständigen Kreise: es erscheint also auch die ventrale Blastoporuslippe auf dem Medianschnitt durch eine Furche von dem Dotterpfropf abgegrenzt (Fig. 241). Macht man in diesem Stadium einen Frontalschnitt, welcher durch die Seitenteile des Rusconi'schen Kreises hindurchgeht, so sieht man, daß die Umstülpung der äußeren Schichte und die Entstehung der unteren Schichte sich nicht auf die Dorsalseite des Embryos beschränken, sondern auch an den Seitenteilen der Rusconi'schen Rinne sich vorfinden (vergl. Fig. 258); es schreiten also diese Vorgänge am Blastoporusrande nach der Ventralseite hin vor. Auch eine Fortsetzung des Gastrulaspaltes ist zu sehen, welche allmählich den Dotterpfropf umgreift; sie dringt aber nur bis zu geringer Tiefe ein [1]). Während der Dotterpfropf sich verkleinert, geht die Fortsetzung des Gastralspaltes und die Bildung der unteren Schichte bis zur Ventralseite weiter, so daß man auf dem Medianschnitt auch an der ventralen Blastoporuslippe ein ähnliches Bild erhält, wie an der lateralen. Man sieht die Umstülpung an Fig. 241 bei *v*.

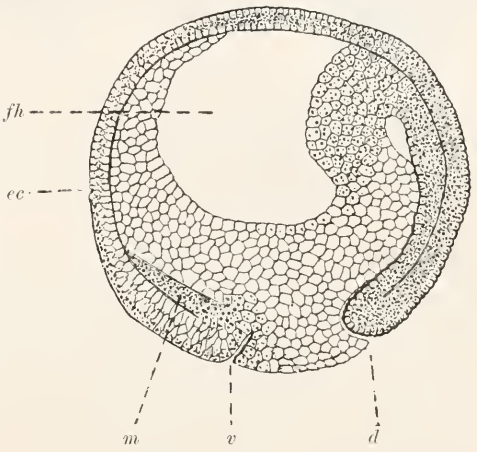


Fig. 241. Medianschnitt einer Gastrula des Frosches im Stadium des kreisförmigen Blastoporus. (Nach O. Hertwig.) Man sieht rechts den Gastralspalt, welcher sich zur Gastralhöhle zu erweitern beginnt. *d* dorsale Blastoporuslippe und dorsaler Teil der Gastraleinstülpung, *v* ventrale Blastoporuslippe und ventraler Gastralspalt, *m* Mesoderm des Urmundrandes, *ec* Ektoderm, *fh* Furchungshöhle. Vergr. 20mal.

Das Loch, welches von dem Dotterpfropf ausgefüllt ist, hat während seiner allmählichen Verkleinerung eine runde Contour; wenn der Dotterpfropf aber auf eine geringe Größe reducirt ist, nimmt es eine ovale Form an. Indem die beiden Seitenlippen des Blastoporus sich nähern und der Dotterpfropf versinkt, entsteht eine längliche Spalte, welche an ihrem Vorderende und an ihrem Hinterende etwas erweitert erscheint; die vordere Erweiterung, in welche die Medullarrinne ein-

1) Soweit die Gastralhöhle in die seitlichen Teile des Blastoporusrandes sich fortsetzt, kann sie als periphere oder peristomale Gastralhöhle bezeichnet werden; ich bin der Ansicht, daß dieser Teil der Gastralhöhle der peripheren Gastralhöhle der Selachier entspricht, insbesondere dem Hohlraum unter den Schwanzlappen der Selachier (vergl. p. 117 u. f.).

mündet, bildet nach dem Schlusse des Medullarrohres den Canalis neurentericus; die hintere Erweiterung entspricht dem Anus (Fig. 242 B u. C). Die beiden seitlichen Ränder des Blastoporus, welche zwischen der Anlage des Canalis neurentericus und des Anus median zusammentreffen, verschmelzen so mit einander, daß eine einheitliche mediane Zellmasse entsteht, an deren Oberfläche noch eine Zeit lang eine Furche die erfolgte Verschmelzung andeutet. Diese Zellmasse, in

Fig. 242 A—E. Embryonen von Rana fusca in verschiedenen Stadien des Blastoporusschlusses von hinten gesehen. (Nach Modellen von Friedrich Ziegler.) A Stadium mit kleingewordenem runden Dotterpfropf, B Stadium des spaltförmigen Blastoporus, C Erhebung der Medullarwülste, D Verschluß des Medullarrohres, E Stadium mit geschlossenem Medullarrohr und hervortretendem Schwanz. Zugehörige Vorderansichten siehe Fig. 259—261 auf p. 280.

welcher, da sie aus den Blastoporusrändern entstanden ist, Ektoderm, Mesoderm und Entoderm verschmolzen sind, kann man den Primitivstreifen nennen, die mediane Rinne die Primitivrinne[1]). Es wird im letzten Capitel erörtert werden, daß diese Gebilde den gleichnamigen Teilen des Amnioten-Embryo homolog sind. — Zieht man die Selachier zum Vergleich bei, so erinnert die Zusammenlegung der seitlichen Blastoporuslippen an die Vereinigung der beiden Schwanzlappen der Selachier (vergl. p. 127 u. f.).

Bei der Verschmelzung der Blastoporuslippen wird auch der After verschlossen, jedoch so, daß nur Ektoderm und Entoderm an dieser Stelle vorhanden sind; daher bleibt eine von außen her einsinkende Vertiefung erhalten, die Aftergrube (Fig. 244). — Von dem Canalis neurentericus wird in dem Abschnitt über die Bildung des Medullarrohres wieder die Rede sein (p. 281).

Der Blastoporusschluß der anuren Amphibien — welcher für die Vergleichung mit anderen Entwickelungstypen von großer Wichtigkeit ist — wurde von vielen Autoren beschrieben (Rusconi, Van Bambeke, Goette, Gasser, O. Hertwig, Baldwin Spencer, Schanz, Durham, Sidebotham, R. v. Erlanger, Morgan, Fr. Ziegler, Robinson and Assheton u. A.). Ich habe mich hauptsächlich an die Darstellungen

1) Ich halte es für durchaus unpassend, den Namen Primitivstreifen für irgend eine Bildung zu verwenden, welche vor dem Canalis neurentericus liegt. Der Name ist zuerst bei den Amnioten gebraucht worden und bezeichnet dort eine Bildung, welche zwischen Canalis neurentericus und After liegt. Da nach meiner Ansicht der Canalis neurentericus und der After bei allen Wirbeltieren homolog sind, so kann der Primitivstreifen bei allen Wirbeltieren nur an dieser Stelle gesucht werden. Beim Frosch bildet unzweifelhaft der dorsale Rand des Blastoporus den vorderen Rand des Canalis neurentericus, und kann es keinen Primitivstreifen vor demselben geben; und wenn (was ich nicht glaube) vor der dorsalen Blastoporuslippe noch weiter nach vorn hin eine primitivstreifenähnliche Verschmelzung der Keimblätter existiren würde, so müßte man sie mit irgend einem neuen Namen bezeichnen.

von Schanz, R. v. Erlanger, Goette, Robinson and Assheton und Friedrich Ziegler angeschlossen. Ich will aber hier die speciellen Beschreibungen einiger Autoren noch genauer anführen.

Nach Schanz (1887) finden die in Rede stehenden Vorgänge in folgender Weise statt. „Der Urmund ist ursprünglich anzusehen als ein Ring von undifferenzirten Zellen, der nach innen vorspringt und oben in die Keimblätter übergeht. Die Rückenwülste, welche sich stark von dem Ektoderm erheben, gehen zu beiden Seiten in die undifferenzirten Zellen des Ringes über, der die Oeffnung des Urmundes umgiebt. Durch das stärkere Wachstum der Rückenwülste werden auch die seitlichen Partien dieses Ringes, die ich als seitliche Urmundslippen bezeichnet habe, beeinflußt, sie werden nach innen gedrängt, so daß aus der runden Oeffnung eine bisquitähnliche wird, und dadurch, daß sich

Fig. 243.

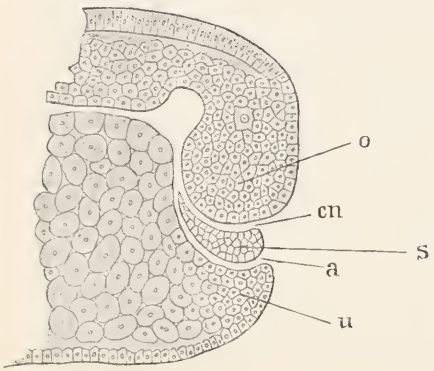


Fig. 244.

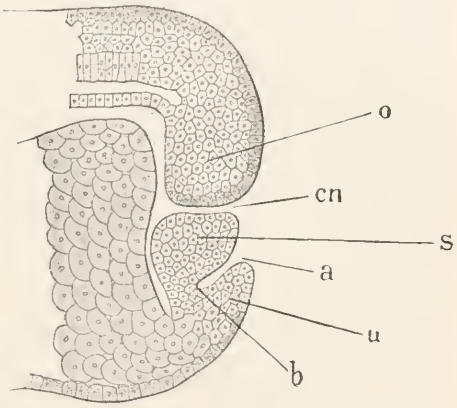


Fig. 243. Medianschnitt durch einen Embryo von Triton nach Beendigung der Gastrulation. Der Blastoporus hat sich in Canalis neurentericus und Afterdarm geteilt. (Nach Schanz, 1897.) *o* obere Blastoporuslippe, *u* untere Blastoporuslippe, *S* Zellwulst, entstanden durch die Vereinigung der seitlichen Blastoporusränder, *cn* Canalis neurentericus, *a* Anus.

Fig. 244. Medianschnitt durch einen Embryo des Frosches in demselben Stadium. (Nach Schanz, 1897.) Bezeichnungen wie oben *b* Verschluß des Blastoporus an der Aftergrube. Das Stadium liegt zwischen Fig. 242 B und C.

beim weiteren Wachstum die seitlichen Lippen berühren, entstehen zwei Oeffnungen. Dies ist der Proceß beim Triton. Beim Frosch ändert sich nur die Richtung, in der die Rückenwülste ihren Einfluß auf die Urmundslippen ausüben, infolge der Rückenkrümmung werden sie mehr nach hinten zu gedrängt. Die seitlichen Urmundslippen legen sich nicht nur an einander, sondern sie werden auch in der Tiefe mit der hinteren Urmundslippe zusammengedrängt.“ Daher ist beim Frosch nur eine einzige Oeffnung vorhanden, nämlich der vor der Verschmelzungsstelle gelegene Kanal (Canalis neurentericus), und am Hinterende der Verschmelzung findet sich keine Oeffnung, sondern nur eine Grube, welche später nach dem Enddarm durchbricht und aus welcher so der After entsteht; der letztere liegt also an der ursprünglichen ventralen Blastoporuslippe.

Goette vertritt die Ansicht, daß die seitlichen Ränder des Blastoporus unter Bildung einer medianen Naht sich vereinigen und so den Primitivstreifen erzeugen; die Primitivrinne ist der äußere Ausdruck der Vereinigung. Der vor dem Primitivstreifen befindliche Rest des Blastoporus ist der Canalis neurentericus, der hinter demselben gelegene Rest der Anus. Goette beschreibt in seiner Arbeit über Petromyzon (1890) den Schluß des Blastoporus bei Bombinator igneus in folgender Weise: Kurz vor dem Schluß des Rückenmarkrohres läuft das spaltförmig enge Hinterende der Medullarfurche über die Oberlippe des Prostoma in dieses hinein — offener rinnenförmiger Canalis neurentericus. Dann schließt sich das Prostoma durch eine mediane Naht seiner Außenlippen von der neurenterischen Rinne bis zum unteren Ende, wo eine kleine, vorübergehend fest zusammengezogene Oeffnung übrig bleibt — der künftige After. Die Innenlippen schließen sich nun ganz oben und klaffen abwärts; zwischen ihnen und der Außennaht befindet sich der kanalartig enge, unten weite und mit dem Afterdarm breit communicirende Schwanzdarm. Durch eine Fortsetzung der Prostomanaht über die auf der Oberfläche verlaufende Medullarfurche wird der Canalis neurentericus vollends hergestellt; daran schließt sich die Vollendung des angrenzenden Medullarrohres. Mit dem hervorwachsenden Schwanzende wird der Schwanzdarm längs der Chorda immer länger und dünner ausgezogen, das Darmblatt der unteren Darmhälfte in die Hinterwand des Afterdarms verwandelt. Die Prostomanaht erstreckt sich also vom After bis zur Schwanzspitze. Bei Rana temporaria und Bufo cinereus sind die Verhältnisse im Wesentlichen die gleichen. Doch ist der neurenterische Canal lange nicht so weit und regelmäßig wie bei der Unke und insbesondere die Schwanzdarmanlage in querer Richtung oft merklich verengt. Die Afteröffnung des Prostoma ist in gleich alten Embryonen bald weit offen, bald in der Tiefe eines grübchenförmigen Eingangs ebenso zusammengezogen, wie es von Bombinator beschrieben wurde.

Schließlich will ich noch die Beobachtungen erwähnen, welche mein Bruder gemeinsam mit mir am lebenden Embryo gemacht hat (Friedrich Ziegler 1892). „Wenn der Dotterpfropf so klein geworden ist, wie man ihn an Fig. 242 A sieht, so geht er allmählich aus der runden Form in eine ovale, langgestreckte Form über. Wenn er sich dann in das Innere zurückzieht, so bleibt nicht eine kreisförmige, sondern eine spaltförmige Oeffnung zurück; das obere Ende des Spaltes bezeichnet die Stelle des Canalis neurentericus, das untere bezeichnet die Stelle des Afters. Der Dotterpfropf tritt zurück, während die beiden seitlichen Blastoporusränder lippenartig sich einander nähern. Der allerletzte kleine Rest des Dotterpfropfes verschwindet manchmal an der Stelle des Canalis neurentericus; es giebt aber insofern individuelle Unterschiede, als man bei vielen Eiern desselben Laiches den letzten Rest in der Mitte des Spaltes sieht; in selteneren Fällen kann an der Stelle des Afters noch lange Zeit ein kleiner Teil des Dotterpfropfes verharren, welcher vermutlich von dem übrigen Dotterpfropf abgeklemmt wurde. Der Spalt ist häufig nicht so weit, wie er in Fig. 242 B erscheint, sondern etwas enger und durchweg von gleicher Breite; er kann ganz gerade sein, so wie ihn O. Hertwig (1883) abgebildet hat, oder er zeigt eine schwache S-förmige Biegung. Etwas später sieht man an Stelle des Spaltes eine Rinne, welche vorn in den Canalis neurentericus, hinten in die Aftergrube übergeht (Fig. 242 C u. D); es sind nämlich jetzt

die seitlichen Blastoporuslippen median zur Vereinigung gekommen[1]). Die Entwickelungszeit vom Stadium A bis zum Stadium C betrug etwa 4 Stunden.

Urodela.

Die wichtigsten Schriften sind diejenigen von Scott and Osborn (1879), O. Hertwig (1882), Bellonci (1884), E. O. Jordan (1893), Eycleshymer (1895).

Um auch die Gastrulation eines urodelen Amphibiums zu behandeln, berichte ich über die Gastrulation eines Wassermolches (Triton alpestris). Die Gastrula der Molche ist in mancher Hinsicht von derjenigen der Frösche verschieden und hat die größte Aehnlichkeit mit derjenigen der Dipnoer (insbesondere Ceratodus); sie erinnert auch an die Gastrula der Petromyzonten.

Die Entstehung der Blastula und der Beginn der Gastrulation verlaufen bei Triton so ähnlich wie bei Rana, daß es überflüssig ist, diese Vorgänge hier ausführlich zu beschreiben. — Das Blastulastadium von Triton wurde schon früher erwähnt und abgebildet (p. 22). — Das erste äußerliche Zeichen der stattfindenden Gastrulation ist bei Triton wie bei Rana das Erscheinen einer halbkreisförmigen Rinne (Rusconi'sche Rinne). Auf Schnitten durch dieses Stadium überzeugt man sich, daß die Bildung der unteren Schichte, die Entstehung der Gastralhöhle, die relative Einwärtsbewegung der Masse der Dotterzellen und das Vorrücken der ventralen Blastoporuslippe ebenso geschehen wie beim Frosch. Das Ektoderm besteht aus 2—3, die untere Schichte aus 3—4 Zelllagen. Die Blätter sind demnach weniger zellenreich als beim Frosch.

Der Bogen der Rusconi'schen Rinne verengt sich und schließt sich dann zu einem Kreise; die innerhalb der Rinne gelegenen Dotterzellen bilden den Dotterpfropf (Fig. 245 *d*). In diesem Stadium ist die Furchungshöhle verdrängt und die Gastralhöhle weit ausgedehnt. Das Ektoderm hat sich auf eine einfache Lage von Zellen verdünnt, welche ein Cylinderepithel bilden; am Blastoporusrande bleibt dasselbe mehrschichtig und geht in die untere Schichte über; diese ist am Blastoporusrande eben-

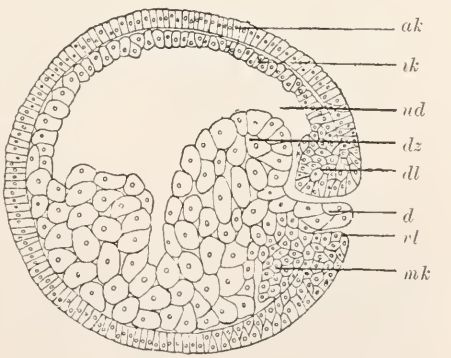


Fig. 245. Längsschnitt durch die Gastrula des Wassermolches (Triton). (Nach O. Hertwig.) *ak* Ektoderm, *ik* Entoderm, *d* Dotterpfropf, *dl* dorsale Blastoporuslippe, *dz* Dotterzellen, *mk* Mesoderm an der ventralen Blastoporuslippe, *ud* Urdarm, *vl* ventrale Blastoporuslippe.

1) Bei der Beobachtung des Oberflächenbildes am lebenden Embryo ist Folgendes zu beachten. Die Embryonen nehmen in der Eihaut eine solche Lage ein, daß der Rücken nach oben steht (p. 270); daher kann man bei vertical stehendem Tubus des Mikroskops den Schluß des Blastoporus nicht gut beobachten. Es empfiehlt sich, den Tubus zur horizontalen Stellung umzulegen, den Schlitten, der die Blendung trägt, zu entfernen und den Laich in ein dünnwandiges, etwa 2,5 cm weites Glasrohr gefüllt, unmittelbar hinter das Loch des Objecttisches zu bringen. Die Embryonen müssen durch direktes Sonnenlicht oder Lampenlicht mittels einer Beleuchtungslinse erhellt werden.

falls mehrschichtig, aber in der Decke der Gastralhöhle erscheint sie auf dem Medianschnitt einschichtig, da der mediane Teil derselben, welcher die Chordaanlage bildet, nur aus einem einschichtigen Cylinderepithel besteht.

Ehe der Dotterpfropf in das Innere des Eies eingezogen wird, nimmt der Blastoporus eine ovale Gestalt an, indem er mehr in querer Richtung als in der Längsrichtung sich zusammenzieht. Beim Verschwinden des Dotterpfropfes rücken die beiden seitlichen Blastoporuslippen gegen einander, und der Blastoporus erhält die Form eines Längsspaltes, wie Fig. 246 B zeigt[1]). Fig. 258 auf p. 279 stellt einen Querschnitt durch den Spalt dar.

Die beiden seitlichen Lippen des Spaltes vereinigen sich; am vorderen Ende des Spaltes besteht zunächst noch eine Oeffnung, welche dem Canalis neurentericus des Frosches entspricht[2]); am hinteren Ende des Spaltes bleibt ebenfalls eine Oeffnung, und aus dieser geht der Anus hervor. Die vordere Oeffnung schließt sich bald, so daß die Anlage des Canalis neurentericus verschwindet, ehe

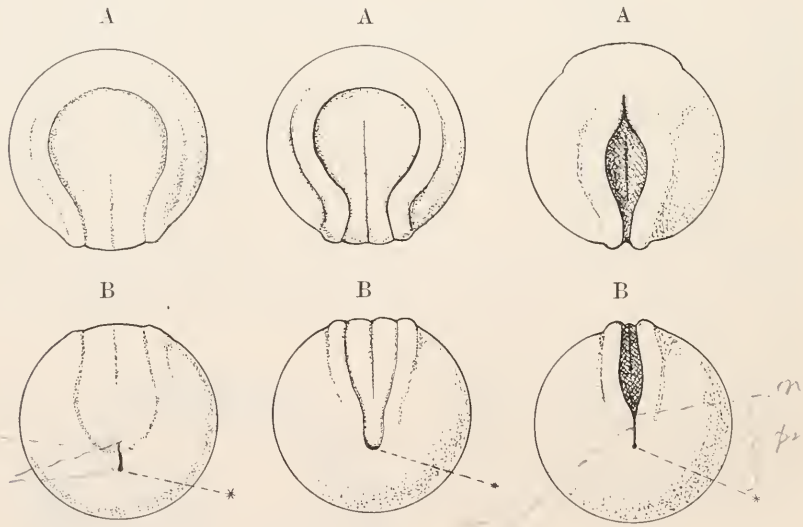


Fig. 246. Fig. 247. Fig. 248.

Fig. 246 A u. B, 247 A u. B und 248 A u. B. 3 Embryonen eines Molches (Triton alpestris) zur Zeit der Erhebung der Medullarwülste. Jedes Stadium ist sowohl von vorn als auch von hinten gezeichnet. Das Stadium der Fig. 246 A u. B zeigt die beginnende Erhebung der Medullarwülste und den spaltförmig gewordenen Blastoporus (vergl. die Querschnitte Fig. 256, 257 u. 258). Bei Fig. 247 A u. B sind die Medullarwülste in ganzer Länge entwickelt. Bei Fig. 248 beginnt die Vereinigung der Medullarwülste. Die Stelle des Afters ist durch ein beigesetztes Sternchen bezeichnet.

---

1) Bei continuirlicher Beobachtung und Messung am lebenden Embryo habe ich gesehen, daß die Länge dieses Spaltes etwa halb so groß war als der Durchmesser des Blastoporus, wenn sich die Rusconi'sche Rinne zum Kreise schloss.

2) Der Canalis neurentericus ist bei Triton von Schanz beobachtet worden (Fig. 243), bei Diemyctylus viridescens von Jordan, bei Amblystoma von Morgan und von Eycleshymer. Alle diese Autoren stimmen darin überein, daß das Lumen des Kanales bald verschwindet.

die Bildung des Medullarrohres das Hinterende des Embryo erreicht hat. Es bleibt also von dem Blastoporusspalt, der sich vorn schließt, nur das hinterste Ende bestehen, und dieses bildet den After.

Diejenige Strecke, welche zwischen der Stelle des Canalis neurentericus und dem After liegt, kann als Primitivstreifen bezeichnet werden. Die Medullarwülste, welche zuerst im Kopfteil auftreten und allmählich nach hinten wachsen, erstrecken sich auch auf das Gebiet des Primitivstreifens, so daß zeitweilig das Bild ein derartiges ist, wie wenn der After am Ende des Medullarrohres läge (Fig. 247). Die Medullarwülste treffen im Bereich des Primitivstreifens median zusammen, wie Fig. 248 zeigt [1]). Die Medullaranlage stellt in dieser Gegend kein hohles Rohr dar, sondern ist eine kielförmige Zellenmasse (ähnlich wie bei den Teleosteern und bei Lepidosteus), welche vor dem Anus mit der undifferenzirten Zellenmasse verschmilzt, die aus der Vereinigung der seitlichen Blastoporuslippen entstanden ist. Diese undifferenzirte Zellmasse wölbt sich nach außen hervor; es entsteht also vor dem Anus ein knopfartiger Wulst, der Schwanzwulst [2]). Da kein Canalis neurentericus mehr besteht und da der After sich zu einer deutlichen Oeffnung erweitert, werden die Verhältnisse ganz ähnlich denjenigen von Petromyzon, wie sie in Fig. 57 auf p. 82 dargestellt sind [3]).

Der Embryo ist stark über den Dotter gekrümmt, so daß das Kopfende nicht weit von dem Schwanzende sich befindet; das Aussehen ist ganz ähnlich, wie es Fig. 209 von Ceratodus und Fig. 219 von Lepidosiren darstellt. Es erhebt sich vor dem Anus der oben erwähnte knopfartige Wulst, welcher allmählich zum Schwanz auswächst [4]).

1) Die von mir beobachteten Bilder zeigen eine große Aehnlichkeit mit den von Semon veröffentlichten Abbildungen von Ceratodus. Man vergleiche Fig. 246 mit Fig. 204, Fig. 248 mit Fig. 205 und 206 auf p. 222.

2) Wie früher an der Blastoporuslippe, so hängen auch jetzt in diesem Schwanzknopfe alle Keimblätter zusammen. „Auf Querschnitten zeigt sich, daß beim Uebergange von den deutlich gesonderten dorsalen Anlagen in jene knopfartige Endanschwellung nicht nur das Medullarrohr, die Chorda und das Darmblatt mit einander, sondern auch mit den beiden Mesodermplatten in der ganzen Höhe verschmelzen“ (Goette, 1890).

3) In dem Längsschnitt Fig. 57 auf p. 82 erkennt man, daß die Gastralhöhle durch den After sich nach außen öffnet und daß über dem After die undifferenzirte Zellmasse des Primitivstreifens sich befindet; die Stelle des theoretisch anzunehmenden soliden Canalis neurentericus ist bezeichnet. Das Lumen des Medullarrohres verschwindet, wenn man sich von vorn her der Stelle des Canalis neurentericus nähert.

4) Da kein offener Canalis neurentericus vorhanden ist, giebt es auch keinen mit Lumen versehenen Schwanzdarm; darin liegt eine Abkürzung der Entwickelung gegenüber den Vorgängen bei Rana, da im letzteren Falle Schwanzdarm und Canalis neurentericus erst offen angelegt werden und später sich schließen und verschwinden. Jedoch sind im Uebrigen die Vorgänge bei der Bildung des Schwanzes durchaus die gleichen wie beim Frosch; der Primitivstreifen kommt an die Ventralseite des Schwanzes zu liegen; indem der Schwanz sich verlängert, bildet sich aus der Masse des Primitivstreifens ein solider Schwanzdarm, und bleibt ein Rest des Primitivstreifens noch lange an der Schwanzspitze bestehen; daher sieht man, wenn man in einer Schnittserie durch den auswachsenden Schwanz nach hinten geht, die Chorda und die Mesodermstreifen mit dem soliden Schwanzdarme zusammenfließen und den so entstandenen Rest des Primitivstreifens an der Schwanzspitze (an der Stelle des soliden Canalis neurentericus) mit dem Medullarrohr verschmelzen (Johnson and Sheldon 1886, Schanz 1897).

Beobachtungen und Experimente,
die Gastrulation beim Frosche betreffend.

Die Experimente, welche mit Frocheiern angestellt wurden, können in zwei Gruppen geteilt werden, erstens solche, bei welchen der Versuch schon vor der Furchung oder während der Furchung beginnt, und zweitens diejenigen, welche sich nur auf die Gastrulation oder auf spätere Stadien beziehen. Die Experimente ersterer Art wurden schon in einem früheren Abschnitt besprochen (p. 249 u. f.). Ich will jetzt hier noch in Kürze einige Versuche erwähnen, welche die Gastrulation betreffen.

Um in Bezug auf die relativen Verschiebungen der embryonalen Teile nicht in Irrtümer zu verfallen, muß man beachten, daß der Embryo während der Gastrulation Drehungen ausführt, welche durch Verschiebungen des Schwerpunktes veranlaßt sind. Pflüger, Roux, O. Schultze und andere Autoren haben diese Bewegungen verfolgt. Kopsch (1900) hat dieselben mittelst photographischer Aufnahmen beobachtet und in folgender Weise beschrieben.

Fig. 249 ist ein Sagittalschnitt durch das Achtzellenstadium, die punktirte Linie bezeichnet die Grenze des hellen Feldes. Wie schon früher dargelegt wurde (p. 260), beginnt die Gastrulation an derjenigen Stelle, wo der Rand des hellen Feldes am höchsten steht. Man sieht den Beginn der Gastrulation in Fig. 250 (entsprechend der Fig. 237 auf p. 259). Die Schraffirung ist nur dazu bestimmt, daß man die entsprechenden Teile in den verschiedenen Figuren wiedererkennt; sie betrifft diejenigen Teile, welche im 8-zelligen Stadium den beiden auf der Gastrulationsseite gelegenen unteren Blastomeren entsprechen (vergl. Fig. 249 und 251)

Fig. 249. Fig. 250. Fig. 251.

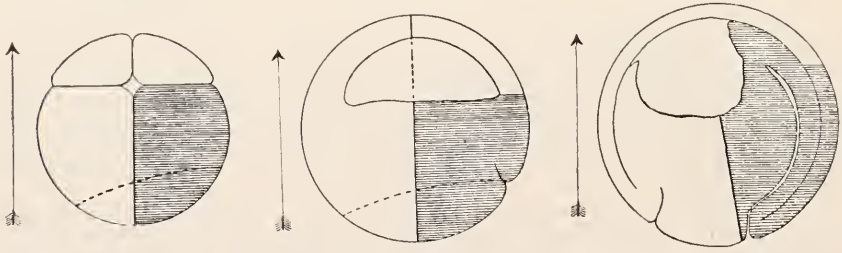


Fig. 252. Fig. 253.

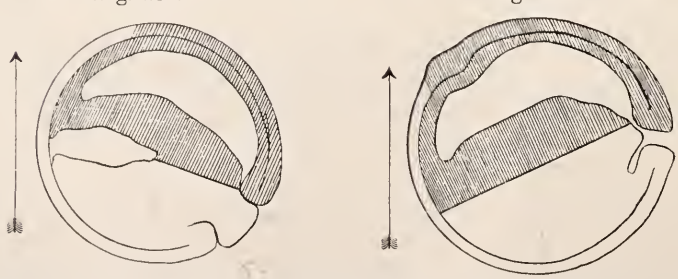


Fig. 249—253. Darstellung der Drehung des Froscheies während der Gastrulation. (Nach Kopsch 1900.) Die Pfeile geben die verticale Richtung an.

Während des Fortgangs der Gastrulation schiebt sich die dorsale Blastoporuslippe abwärts vor, und wird die Masse der vegetativen Zellen in des Innere der Gastrula eingestülpt (Fig. 240 und 241). Durch diese Verschiebung der relativ schweren dotterhaltigen Zellen ändert sich die Lage des Schwerpunktes der Gastrula; es findet folglich eine Drehung des ganzen Embryo statt, wobei die dorsale Blastoporuslippe nach aufwärts rückt und der Rücken des Embryo nach oben zu liegen kommt (Fig. 252). Der Blastoporus, welcher früher unten lag, liegt nun an der Hinterseite des Embryo (Fig. 253).

Es geht aus dem Gesagten hervor, daß zwischen der Eiachse der Furchung und der Achse des entstehenden Embryo keine ganz einfache Beziehung besteht; der animale Pol des Eies bezeichnet weder das Vorderende des Embryo noch die Rückenmitte desselben. Somit dürfte auch die Streitfrage wegfallen, ob die vegetative Hälfte des Eies der Dorsalseite oder der Ventralseite des Embryo entspreche.

Zur experimentellen Bestimmung der relativen Verschiebungen der Schichten während der Gastrulation kann man sich folgender Methode bedienen. Man bringt an der Oberfläche der Blastula kleine Verletzungen an und verfolgt die Lageverschiebungen, welche die verletzten Stellen während der Gastrulation erfahren. In dieser Weise experimentirten Roux, O. Schultze, Eycleshymer, H. V. Wilson u. A. Die Deutungen, welche die Autoren ihren Beobachtungen gegeben haben, stimmen unter einander wenig überein, doch scheint mir Folgendes mit Sicherheit aus den Versuchen hervorzugehen.

Bringt man eine Strecke über der dorsalen Blastoporuslippe durch Verletzung eine Marke an, so bleibt während der Gastrulation ihre Entfernung von der dorsalen Blastoporuslippe unverändert (O. Schultze 1889), oder wenn die Marke nahe an der dorsalen Blastoporuslippe war, verschiebt sie sich nach dem Rande derselben (Eycleshymer 1898); letzteres ist offenbar die Folge der Einstülpung, welche an dem dorsalen Blastoporusrande stattfindet [1]).

Bringt man durch Verletzung eine Marke unter dem dorsalen Blastoporusrande an, etwa an dem vegetativen Pole der Blastula, so verschiebt sich dieselbe während der Gastrulation in der Richtung gegen die dorsale Blastoporuslippe. Diese Thatsache ist als die Folge der Verschiebung der Dotterzellen aufzufassen, deren ganze Masse unter dem dorsalen Blastoporusrande einwärts gedreht wird (Fig. 240).

Manche Forscher (Roux, O. Hertwig, T. H. Morgan u. A.) sind der Ansicht, daß die Bildung des Embryo bei den Amphibien durch Concrescenz erfolge [2]); nach dieser Auffassung findet während der Gastrulation eine mediane Verschmelzung der Blastoporusränder statt; in diesem Sinne schreibt O. Hertwig (1892): „In der Rückenrinne des Embryo erblicke ich die Nahtlinie, in welcher bald nach dem Beginne der Gastrulation die Urmundränder sich in einer von vorn nach hinten

1) Die kleine Verletzung, welche als Marke dient, kann in verschiedener Weise angebracht werden; entweder durch Anstechen mit einer Nadel (Roux), oder durch Ritzen mit einer Nadel, oder durch Aetzung mittelst eines mit einer Säure gefüllten Capillarröhrchens (O. Schultze).

2) Von der Concrescenztheorie in ihrer Anwendung auf Selachier und Teleosteer ist schon früher die Rede gewesen (p. 130 u. 184).

langsam fortschreitenden Richtung in der Medianebene zusammengelegt haben und verschmolzen sind."

Die Concrescenzlehre wird bei den Amphibien auf die Beobachtung von Mißbildungen gestützt, insbesondere auf die Embryonen mit gespaltenem Hinterende oder gespaltenem Rücken, welche Roux, O. Hertwig u. A. experimentell erzeugt haben, eine Anormalität, welche man gewöhnlich als Spina bifida oder nach Roux als Asyntaxia oder Diastasis medullaris bezeichnet. Man kann solche Embryonen dadurch erhalten, daß man die Eier in Salzlösungen sich entwickeln läßt, wie schon früher angegeben (p. 255), oder daß man mit überreifen Eiern (einige Wochen nach der Fortpflanzungszeit) die Befruchtung vornimmt [1]). Es wird dann die Masse der Dotterzellen nicht umwachsen, und die Rusconi'sche Rinne umgreift das Ei nicht so nahe am vegetativen Pol, sondern nahe an dem Aequator. Medullaranlage und Chorda bilden sich dann hälftig geteilt längs der Rusconi'schen Rinne aus, so daß die Masse der Dotterzellen in der Mitte der Medullaranlage liegt und dieselbe in die zwei Hälften trennt.

Aus solchen Mißbildungen wird der Schluß gezogen, daß auch bei normaler Entwickelung das Material für das Medullarrohr längs der Rusconi'schen Rinne gelagert sei und daß der Embryo durch Concrescenz entstehe.

Ich kann hier auf eine genauere Beschreibung der experimentell erzeugten Mißbildungen nicht eingehen. Aber ich darf vielleicht doch meine persönliche Ansicht aussprechen, nach welcher diese Mißbildungen kein bindender Beweis für das Bestehen eines Concrescenzvorganges sind. Da man bei der normalen Entwickelung des Frosches keine Spur eines Concrescenzvorganges beobachtet, auch die einheitliche Anlage der Chorda direct dagegen spricht, daß der Embryo durch Verwachsung zweier Hälften sich bilde, so haben mich die erwähnten Mißbildungen von dem Bestehen einer Concrescenz in der normalen Entwickelung nicht überzeugen können. Es scheint mir möglich, diese Mißbildungen in anderer Weise zu erklären.

Schon Gurwitsch (1896) hat eine andere Deutung versucht: „Fassen wir die Zweiteilung der Axialorgane als auf einem secundären Berstungsvorgang beruhend und nicht als eine Hemmungsbildung auf, so fällt auch damit die Annahme, daß die Dorsalplatte mit den Axialorganen normaler Weise aus zwei bilateralsymmetrischen Hälften zusammengelötet ist."

Ich halte die Spina bifida für eine monströse Bildung, aus welcher man das normale Geschehen nicht erkennen kann. Der Dotterpfropf ist übermäßig groß, der mediane Zusammenschluß der Mesodermstreifen erfolgt an der ventralen Blastoporuslippe, also hinter dem Dotterpfropf, und dort wird auch die Schwanzanlage gebildet [2]). Der große Dotterpfropf sitzt also gewissermaßen an der Stelle des Canalis neurentericus und sprengt von da die Medullarplatte und die Chorda auseinander.

1) O. Hertwig verwandte außerdem folgendes Verfahren. Er nahm den mit Eiern gefüllten Uterus eines reifen Weibchens aus dem Körper des getöteten Weibchens heraus, bewahrte ihn auf 2—4 Tage in einer feuchten Kammer auf und nahm dann erst die Befruchtung vor. Ein Teil der entstehenden Embryonen zeigt dann die Spina bifida. — Auch bei erhöhter Temperatur hat O. Hertwig Embryonen mit Spina bifida erhalten (vergl. p. 256).

2) Ich schließe dies aus den Abbildungen und aus den Beschreibungen der Autoren. So schreibt O. Hertwig (1892): „Die beiden Enden des Keimrings bilden sich an der Afterrinne zu den Schwanzknospen aus, die über die Afterrinne hinauswachsen."

Nach dieser Auffassung beruht die Spina bifida nicht auf einem Getrenntbleiben seitlicher Hälften, sondern auf einer Spaltung der medianen Teile.

Wenn man bei der normalen Gastrula eines Frosches oder eines Molches einen Querschnitt macht, so zeigt weder die Medullarplatte noch die Chorda irgend ein Anzeichen medianer Verwachsung. Ich bin daher der Ansicht, daß in der normalen Entwickelung keine Concrescenz längs des Rückens stattfindet, und daß nur zur Zeit des Blastoporusschlusses, wie früher erwähnt, eine mediane Vereinigung der beiden seitlichen Blastoporuslippen erfolgt (p. 264). Nur in Bezug auf diese relativ kurze Strecke kann also von einer Nahtbildung gesprochen werden.

Mesoderm, Chorda und Enteroderm.

A. Anuren.

Die Bildung des Mesoderms und der Chorda verläuft beim Frosch in etwas anderer Weise als bei den Molchen. Ich werde zuerst die Vorgänge beim Frosch (Rana temporaria) besprechen, nachher diejenigen bei den Molchen (Triton).

Schon in dem Abschnitt über die Gastrula des Frosches wurde gezeigt, wie durch Einstülpung die untere Schichte entsteht, welche die Decke der Gastralhöhle bildet. In der unteren Schichte sind dreierlei Anlagen enthalten, welche schon während der Gastrulation sich zu trennen beginnen, nämlich 1) das Mesoderm, 2) die Chorda und 3) das dorsale Epithel des Darmes, welches ich (wie bei anderen Wirbeltieren) als Enteroderm bezeichnen will. Das letztere ist ein einschichtiges Epithel, welches allmählich von den darüberliegenden Teilen der unteren Schichte sich abgrenzt. Diese darüberliegenden Teile bilden median die Anlage der Chorda, seitlich die Mesodermstreifen; jedoch gehen die Mesodermstreifen nur zum Teil aus der unteren Schichte hervor, der ventrale Teil der Mesodermstreifen wird erst später von der Masse der Dotterzellen abgespalten. — Es müssen nun alle diese Vorgänge in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge genauer betrachtet werden.

Zuerst grenzt sich das Enteroderm an den seitlichen Teilen der dorsalen Wand des Urdarms von dem darüberliegenden Mesoderm ab, wie Fig. 254 zeigt. Es ist zu beachten, daß median im Bereich der Chordaanlage und neben derselben das Enteroderm noch nicht abgetrennt ist[1]).

1) Im Bereich der Chordaanlage sind die untersten Zellen der unteren Schichte durch starken Pigmentgehalt ausgezeichnet; demzufolge sind später die untersten Zellen der Chorda und die unter der Chorda gelegenen Zellen des entodermalen Epithels sehr stark pigmentirt. — Bei dieser Gelegenheit möchte ich über das Pigment des Embryo Folgendes bemerken. Das in den Zellen des Embryo vorhandene Pigment kann zweierlei Ursprung haben; schon beim Beginn der Furchung war an der Oberfläche des animalen Teiles der Eizelle eine dünne Pigmentschicht vorhanden, und dieses Pigment kam natürlich bei der Furchung in die Zellen des animalen Teiles, also in das Ektoderm und die durch Einstülpung entstandene untere Schicht zu liegen. Man könnte demnach glauben, daß an dem Pigmentgehalt stets diejenigen der Zellen zu erkennen wären, welche von der animalen Schichte stammen. Jedoch ist es sehr wahrscheinlich, dass bei den Amphibienembryonen während der Keimblattbildung Pigment neu entstehen kann (vergl. die Anm. p. 278), und daß es in solchen Zellen gebildet wird, welche einen intensiven Lebensproceß (energische Atmung, Stoffwechsel, Teilung etc.) haben. Es würde demnach das Vorhandensein des Pigmentes bei den Amphibienembryonen auf dieselben physio-

Dann folgt die Scheidung zwischen der Chorda und dem seitlich an dasselbe anstoßenden Mesoderm, wie Fig. 255 zeigt.

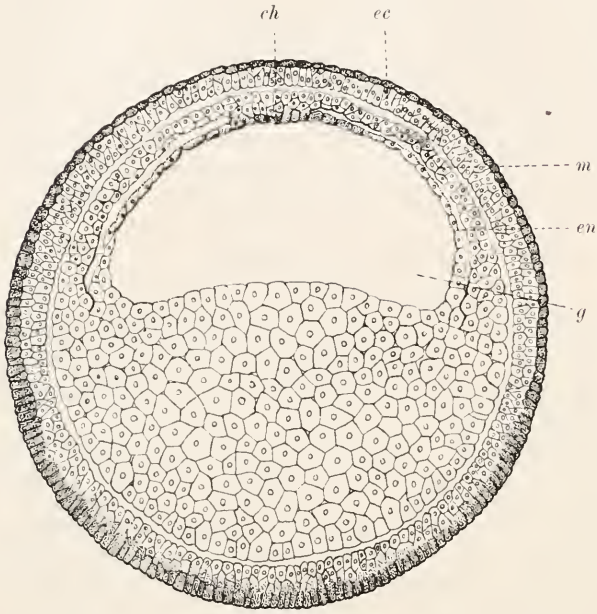


Fig. 254. Querschnitt durch eine Gastrula von Rana fusca, zur Zeit, wenn der Blastoporus noch ein weiter Kreis ist (vergl. Fig. 241). Die Trennung zwischen dem Mesoderm und dem Enteroderm wird erkennbar. (Nach Schwink.) *ch* Chordaanlage, *ec* Ektoderm, *en* Enteroderm, *m* Mesoderm, *g* Gastralhöhle.

Die Trennung des Enteroderms von der Chorda und dem Mesoderm vollzieht sich beim Frosch in dem vorderen Teile des Körpers in einfacherer Weise als weiter hinten, wobei zu beachten ist, daß diese Sonderungsprocesse in der Richtung von vorn nach hinten fortschreiten. Im vorderen Teile des Körpers trennt sich das Darmepithel von der Unterfläche der Chorda wie von der Unterfläche der Mesodermstreifen durch einfache Abspaltung (Schwink); aber im hinteren Teile des Körpers findet ein etwas complicirterer Vorgang statt, welcher aus Fig. 255 zu ersehen ist. Man bemerkt in der Mitte die Chorda, welche noch nicht von dem Enteroderm getrennt ist, und findet neben der Chorda eine Rinne, an welcher das Enteroderm mit dem Mesoderm zusammenhängt. Wie bei den Selachiern, bei welchen an entsprechender Stelle eine ähnliche Rinne beschrieben wurde (p. 117), bezeichne ich diese Rinne als Mesodermbildungsrinne. Nach der Lage und dem Aussehen der an die Rinne anstoßenden Zellen kann man schließen, daß der Mesodermstreifen von dieser Stelle aus Zuwachs erhält [1]).

logischen Verhältnisse der Zellen hindeuten, welche man bei Amphioxus aus dem Verschwinden der Dotterplättchen zu erkennen pflegt. Eine Neubildung von Pigment während der Keimblattentwickelung wird von Schwink bei Rana und Triton, von Houssay bei Siredon angenommen.

1) Schwink schreibt: „Seitlich von der Chorda findet sich eine bemerkenswerte und charakteristische Stelle, welche einen Defect im Entoblast aufweist, in welchen Zellen des Mesoblast sich einschieben, so daß hier eine innige Verbindung zwischen den beiden Keimblättern existirt; hier sind die Zellen schräg zu einander gestellt, gegenüber den umgebenden Zellen auffallend stark pigmentirt, und viele zeigen Teilungserscheinungen; diese Bilder lassen sich befriedigend nur dahin deuten, daß Zellen aus dem geschlossenen Verband des Entoblast heraustreten, um zur weiteren Bildung des Mesoblast beizutragen. Die Stelle ist durch eine Grube oder, auf die räumliche Ausdehnung bezogen, durch eine Rinne markirt, welche an allen Präparaten deutlich vorhanden ist, wogegen ein Spalt, der etwa von der Grube aus in den Mesoblast sich verfolgen ließe, also ein Cölomspalt, nirgends mit Sicherheit zu constatiren war."

Bei successive älteren Stadien verschwindet die Mesodermbildungsrinne von vorn her in dem Maße, als das Mesoderm sich von dem Enteroderm abtrennt. Darauf sondert sich das Enteroderm auch median an der Unterfläche der Chordaanlage von der Chorda ab. Zur Zeit, wenn der Dotterpfropf klein geworden ist, besteht die Mesoderm-

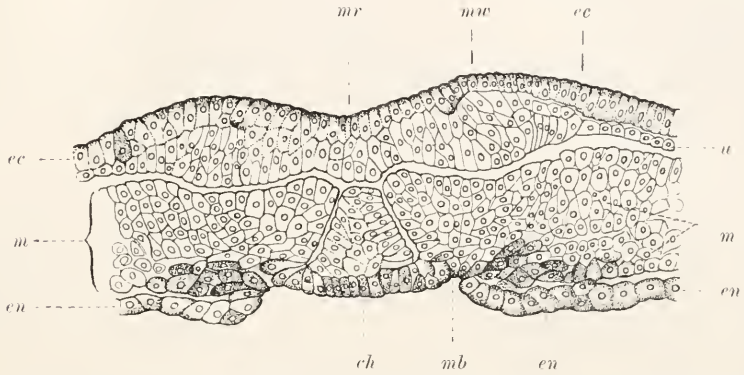


Fig. 255. Querschnitt durch einen Embryo von Rana fusca zur Zeit, wenn die Medullarwülste sich erheben. Der Schnitt liegt in der hinteren Hälfte des Embryo. (Nach Schwink.) *ch* Chordaanlage, *ec* Ektoderm, *en* Enteroderm (Darmepithel), *m* Mesoderm, *mb* Mesodermbildungsrinne, *mr* Medullarrinne, *mw* Medullarwülste, *u* untere Zellenlage des Ektoderms. Vergr. 80mal.

bildungsrinne nur noch in nächster Nähe des Blastoporus und setzt sich nach hinten in die Seitenränder des Blastoporus fort. Am Umkreis des Blastoporus gehen alle Keimblätter in einander über, da der ganze Blastoporusrand den Charakter eines Umschlagsrandes hat.

Aus der bisherigen Darstellung ist ersichtlich, wie das Mesoderm an der Dorsalseite der Gastralhöhle von der Chorda und von dem Darmepithel sich sondert; es bleibt noch zu beachten, wie die Bildung der Mesodermstreifen dadurch sich vollendet, daß das Mesoderm von der Masse der Dotterzellen sich ablöst. — Der Spalt, welcher die Mesodermstreifen von dem entodermalen Epithel schied (Fig. 254), setzt sich immer weiter ventralwärts fort; dies erfolgt von vorn nach hinten, so daß das Mesoderm zuerst im Kopfteil und dann im Rumpfe von der Masse der Dotterzellen abgetrennt wird. Im Kopfe und vorderen Rumpfteil geschieht dies in der Weise, daß die Mesodermstreifen nach vorn hin und ventralwärts mit freiem Rande enden; sie reichen ventral bis in die Nähe der Medianebene. Von den freien Rändern der Mesodermstreifen lösen sich einzelne Zellen los, und ein aus solchen locker liegenden Zellen bestehendes Mesenchym füllt allmählich die am Kopfe zwischen der Wand des Urdarmes, dem Medullarrohr und dem Ektoderm bestehenden Lückenräume aus. Im Rumpfteil grenzt sich das Mesoderm in solcher Weise von der Masse der Dotterzellen ab, daß die beiden Mesodermstreifen ventral verbunden sind (Fig. 269)[1]. Am After aber sind die Mesodermstreifen

1) Es beruht auf cenogenetischer Abänderung, daß bei den anuren Amphibien die Mesodermstreifen anfangs an dem lateralen Rande nicht frei endigen, sondern in die Masse der Dotterzellen übergehen (Fig. 254); damit hängt weiterhin eine Abkürzung des Entwickelungsmodus in der Weise zusammen, daß die Mesoderm-

median unterbrochen, um die Verbindung zwischen Ektoderm und Entoderm zu gestatten (Fig. 263).

Die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den anuren Amphibien hat zu vielen Discussionen Veranlassung gegeben. Die oben gegebene Darstellung der Vorgänge ist vorzugsweise auf die Arbeit von Schwink (1889) gegründet. Von den früheren Autoren sind die Untersuchungen von Goette und von O. Hertwig hervorzuheben.

Goette beschreibt in seiner Entwickelungsgeschichte der Unke (1875) und in späteren Schriften die Differenzirung der unteren Schichte in folgender Weise. Zuerst grenzt sich das einschichtige dorsale Darmepithel gegen die darüberliegende mehrschichtige Zellenlage ab. Goette bezeichnet die letztere als mittleres Keimblatt oder Mesoderm. In diesem sondert sich ein medianer Teil (der Achsenstrang) als Anlage der Chorda von den anstoßenden seitlichen Teilen, den Segmentplatten des Mesoderms ab; Segmentplatten werden diejenigen Teile des Mesoderms genannt, welche späterhin in Ursegmente zerlegt werden; die lateralwärts folgenden Teile des Mesoderms sind die Seitenplatten. Zur Zeit, wenn der Dotterpfropf verschwindet, sind diese Sonderungen im Rumpfe vollzogen, aber hinten in der Nähe der Rusconi'schen Oeffnung sind sie noch nicht erfolgt, und im vordersten Kopfteil fließen die Segmentplatten und die Chorda noch zu einer einfachen Zellenlage zusammen, welche am Rande des Kopfteiles gleich den übrigen Segmentplatten in die Seitenplatten übergeht.

O. Hertwig (1883) suchte nachzuweisen, daß die Entwickelung der Keimblätter beim Frosch ganz ähnlich erfolge, wie er sie bei Triton gefunden hatte (vergl. p. 278); das Mesoderm entstehe während der Gastrulation durch einen Faltungsproceß des Entoderms nach dem Schema, welches der Vorgang bei Amphioxus zeigt. Es giebt daher nach Hertwig niemals eine undifferenzirte untere Schichte; Chorda und Mesoderm entstehen gleichzeitig mit der Gastrulation, und was Goette die untere Schichte nannte, das kann man nach Hertwig von Anfang an in folgende Teile zerlegen: 1) einen median-dorsal den Urdarm begrenzenden, aus 3—4 Lagen pigmentirter Zellen bestehenden Streifen, den Chordaentoblast; 2) die seitlich von dem Chordaentoblast den Urdarm dorsalwärts begrenzende, aus relativ großen Zellen bestehende einschichtige Epithelschicht, welche ventralwärts in die Masse der Dotterzellen sich fortsetzt und mit dieser zusammengenommen den Darmentoblast darstellt; 3) die 3—4 Lagen pigmentirter Zellen, welche sich in unmittelbarem Anschluß an den Chordaentoblast seitlich von ihm ausbreiten und sich zwischen Entoblast und Darmentoblast trennend einschieben, den Mesoblast; dabei ist zu bemerken, daß der Mesoblast sich über den Bereich des Urdarmes hinaus beiderseits eine Strecke ventralwärts ausdehnt und zwischen den Ektoblast und die Masse der Dotterzellen dazwischenschiebt, von der letzteren allmählich undeutlicher sich absetzend. In der Umgebung des Blastoporus besteht ein Zusammenhang aller Keimblätter. Die Entstehung des Mesoderms wird in der Weise aufgefaßt, daß das Entoderm während der Gastrulation an der Dorsalseite der Gastrula jederseits eine geschlossene Falte bildet,

---

streifen schon bei ihrer Ablösung von der Dotterzellenmasse an der Ventralseite in einander übergehen, während sie nach der primitiveren Entwickelungsweise mit ihrem freien Rande medianwärts vordringen und verschmelzen, nachdem sie zusammengetroffen sind.

welche sich dann vom Darmepithel abschnürt. Die oben erwähnte Mesodermbildungsrinne (Fig. 255) bezeichnet die Stelle der Einfaltung. — „Wenn wir uns die aus der inneren Wand des Doppelbechers (d. h. der Gastrula) als 2 Anhänge hervorwachsenden Mesoblastmassen in 2 Blätter gespalten denken, wie dies ja auf späteren Entwickelungsstufen mit dem Sichtbarwerden der Leibeshöhle geschieht, dann finden wir, daß die Einstülpung bei der Gastrulation eine complicirtere als bei wirbellosen Tieren ist; denn es entsteht durch sie alsbald ein dreiteiliger Raum: ein weiterer Mittelraum, der später zum Darm wird, und zwei engere Nebenräume, die vom Mesoderm gebildeten Cölomsäcke; alle drei Räume öffnen sich am Blastoporus nach außen."

B. Urodelen.

Unter den Urodelen muß die Entwickelung der Chorda und des Mesoderms bei den Molchen (Triton) besprochen werden, da hier die Vorgänge nicht ganz in derselben Weise wie bei den Fröschen verlaufen. Die Gastrula der Molche wurde schon früher betrachtet (p. 267), und es zeigte sich, daß die Keimblätter keine so große Zellenzahl aufweisen wie beim Frosch. Insbesondere stellt das Chordaentoderm am Ende der Gastrulation ein einschichtiges Epithel dar (Fig. 245), und infolge dessen wird der Chordastrang durch Faltung gebildet, während er beim Frosch durch einfache Abspaltung vom Enteroderm gesondert wird. Ferner besteht das Mesoderm zu dieser Zeit größtenteils aus zwei einschichtigen Blättern, und können die Mesodermstreifen als Divertikel der Leibeshöhle gedacht werden, eine Auffassung, über deren theoretische Bedeutung schon früher gesprochen wurde (p. 26 und 59). O. Hertwig, welcher (wie schon oben erwähnt, p. 276) diese Auffassung vertritt, gab über die Mesoderm- und Chordabildung bei Triton einen eingehenden Bericht (1882); ich folge hier seiner Darstellung und derjenigen von Schwink (1889).

Zu der Zeit, wenn nur noch ein kleiner Dotterpfropf sichtbar ist (Fig. 245), stellt die über der Gastralhöhle befindliche eingestülpte Schichte (untere Schichte) nicht mehr eine undifferenzirte mehrschichtige Zellenlage dar, sondern die Zellen haben sich jetzt in folgender Weise angeordnet (vergl. Fig. 257). Man unterscheidet einen medianen durch die ganze Länge des Embryo ziehenden Streifen von hohem Cylinderepithel, die einschichtige und zu dieser Zeit noch nicht gefaltete Chordaanlage. Seitlich von der Chordaanlage findet man mehrere einschichtige Zellenlagen. Die unterste ist als Darmepithel oder Enteroderm zu bezeichnen; sie geht lateralwärts in die Dotterzellenmasse über und ist dazu bestimmt, den dorsalen Teil des Epithels des Darmkanals zu bilden, während aus der Masse der Dotterzellen der ventrale Teil des Darmepithels hervorgeht. Zwischen dem Enteroderm und dem Ektoderm liegen zwei einschichtige Zellenlagen, die beiden Blätter des Mesoderms; dieselben gehen an ihrem lateralen Rande in einander über und laufen mit einem freien Rande aus, ohne mit der Masse der Dotterzellen in Verbindung zu treten [1]). — Längs des Seitenrandes

1) Darin liegt ein wichtiger Unterschied der Entwickelung von Triton gegen diejenige von Rana, denn bei Rana geht das Mesoderm lateralwärts in die Dottermasse über und trennt sich dann allmählich erst von den Dotterzellen ab; daher sind bei Rana die beiden Mesodermstreifen, wenn sie sich lateral und ventral von der Dottermasse sondern, median unter der Masse der Dotterzellen continuirlich zusammenhängend, während sie bei Triton erst allmählich bis an die Ventralseite der Masse der Dotterzellen vordringen und dann dort verschmelzen.

der Chordaanlage stehen die beiden Blätter des Mesoderms mit dem Chordaentoderm und mit dem Darmepithel (Enteroderm) in Verbindung, in der Weise, daß das erstere in das obere Blatt des Mesoderms, das letztere in das untere Blatt desselben übergeht (vergl. Fig. 257). Infolge dessen ist an den Seiten der Chordaanlage auf dem Querschnitt eine kleine Einkerbung zu sehen (wie in Fig. 257), und diese entspricht einer im Embryo längs des Randes der Chordaanlage hinlaufenden Rinne, der schon öfters erwähnten Mesodermbildungsrinne.

Fig. 256.

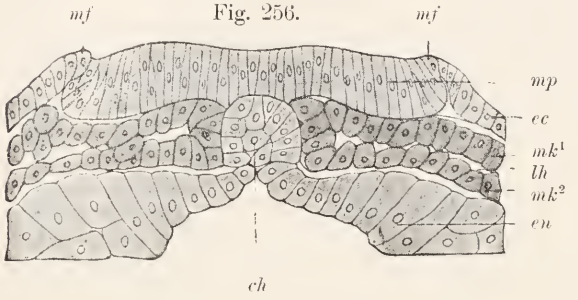


Fig. 257.

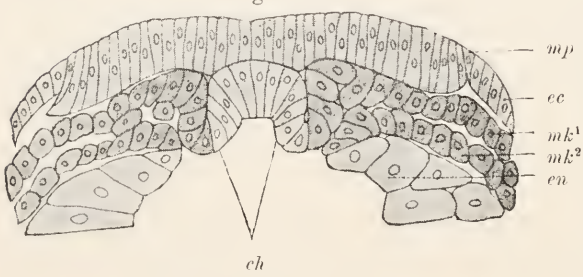


Fig. 256 u. 257. Querschnitte durch einen Embryo des Wassermolches (Triton taeniatus) zur Zeit der Bildung der Medullarwülste, entsprechend Fig. 246. Fig. 256 geht durch den vorderen Teil des Rückens, Fig. 257 durch den hinteren Teil. (Nach O. Hertwig.) *ec* Ektoderm, *ch* Chordaanlage, *en* Entoderm, *mp* Medullarplatte, *mf* Medullarwülste, *mk* Mesoderm, *lh* Leibeshöhle.

In der Nähe der dorsalen Blastoporuslippe wird die Chordaanlage mehrschichtig, und auch das Mesoderm besteht nicht mehr aus zwei Epithellagen, sondern stellt eine compacte Zellenmasse dar, welche mehrere Zellschichten in der Dicke enthält. Jedoch persistirt die Mesodermbildungsrinne und setzt sich bis in die seitlichen Blastoporuslippen fort (Fig. 258). — Die Mesodermbildungsrinne kann so ausgeprägt sein und so tief in den Mesoblast eindringen, daß der zwischen den beiden Mesodermblättern befindliche Spaltraum in continuirlichem Anschluß an die Rinne steht und folglich als eine Fortsetzung des Darmlumens erscheint[1]). Dieser Befund dient zur Stütze der Theorie

1) Bei der großen Wichtigkeit, welche der Mesodermbildungsrinne zukommt, will ich auch die bezügliche Beschreibung von Schwink (1889) anführen:

„Wie der Spaltraum im Mesoblast zu Anfang nicht sehr deutlich ist, so ist auch ein vom Urdarm gegen den Mesoblast gerichteter Cölomspalt nicht immer mit aller Sicherheit nachzuweisen, oft aber doch umzweifelhaft vorhanden und besonders dann, wenn zwischen Chordaentoblast und Darmentoblast eine Art von Defect, eine Lücke sich findet, in die sich der Mesoblast einschiebt. In solchen Fällen ist dann das Umbiegen des Darmentoblast in den visceralen Mesoblast und der allmähliche Uebergang des Chordaentoblast in den parietalen Mesoblast ganz besonders deutlich ausgesprochen."

„Die Mesoblastzellen, welche nächst der Ausgangsstelle des Mesoblast sich befinden, sind meist durch eine Pigmentanhäufung ausgezeichnet, die sich besonders auf das gegen den Cölomspalt gerichtete, resp. jenes Ende beschränkt, welches der Defectstelle zwischen Chorda- und Darmentoblast zugekehrt ist; durch diese

von O. Hertwig, nach welcher die Mesodermstreifen als Divertikel des Urdarms aufzufassen sind.

Gleichzeitig mit den eben genannten Vorgängen bildet die Chordaanlage median eine aufsteigende Falte, deren Entstehung von vorn nach hinten fortschreitet; sie ist der Chordafalte des Amphioxus sehr ähnlich (vergl. p. 60). Die Chordafalte umschließt eine ventralwärts geöffnete Rinne, die Chordarinne. Indem sich dann die beiden Blätter der Chordafalte median zusammenlegen entsteht der Chordastrang. Zur Zeit des Blastoporusschlusses ist im vorderen Teile des Embryo schon der Chordastrang gebildet (Fig. 256), während man im hinteren Teile noch die Chordafalte sieht (Fig. 257).

Während der Bildung des Chordastranges verschwindet die Mesodermbildungsrinne, und schiebt sich das Enteroderm von den Seiten her medianwärts vor, um den Darm dorsal abzuschließen (Fig. 256). Soweit dies geschehen ist, besteht keine Verbindung mehr zwischen dem Mesoderm und dem Enteroderm.

Aber am Hinterende des Embryo erhält sich längere Zeit derselbe Zusammenhang der Keimblätter, welcher früher weiter vorn bestand; man bemerkt die Mesodermbildungsrinne und die Verbindung des Mesoderms mit dem Enteroderm (Fig. 257). — Die Mesodermbildungsrinne setzt sich auch in den Bereich der zusammenstoßenden seitlichen Blastoporusränder fort und wird hier zu einer großen Spalte (Fig. 258); im Bereich des Blastoporus ist das Mesoderm mehrschichtig und setzt sich über der Spalte in den Umschlagsrand der Blastoporuslippe fort, während es unter der Spalte mit der Masse der Dotterzellen zusammenhängt (Fig. 258).

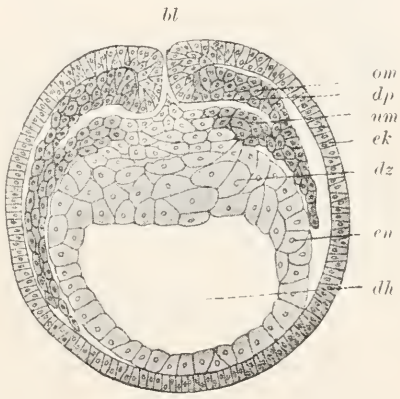


Fig. 258. Querschnitt durch den spaltförmigen Blastoporus eines Embryo von Triton im Stadium der Fig. 246. (Nach O. Hertwig.) *dh* Darmhöhle, *dp* Dotterpfropf (welcher sich soeben zurückgezogen hat), *dz* große Dotterzellen, *ek* Ektoderm, *en* Entoderm, *om* oberes Blatt des Mesoderms, *um* unteres Blatt des Mesoderms.

In einem etwas späteren Stadium, wenn die Medullarwülste sich stärker erhoben haben und die seitlichen Blastoporusränder verschmelzen, verschwindet die Mesodermbildungsrinne auch im hinter-

Pigmentirung ist mitunter der Cölomspalt eine große Strecke weit markirt." „Es erscheint wichtig, darauf hinzuweisen, daß das Pigment keineswegs ein ausschlaggebendes Characteristicum irgend welcher Zellen ist; man findet überall, wo ein lebhaftes Zellenleben anzunehmen ist, auch eine bedeutende Ansammlung von Pigment in den Zellen; meist ist da, wo ein Spaltraum auftritt, derselbe schon vor seinem Erscheinen durch die Pigmentirung der betreffenden Zellen zu erkennen (dies zeigt sich auch bei der Bildung des Gastrulaspaltes)."

„Es nimmt die stärkere Pigmentirung der Zellen an der oben erwähnten Stelle (an der Mesodermbildungsrinne) mithin nicht wunder, denn eine lebhafte Zellenthätigkeit muß an der Bildungsstätte des Mesoblast vorhanden sein. Daß letzterer von der besprochenen Stelle aus wirklich gebildet wird, bezeugen endlich die gerade hier äußert häufig anzutreffenden Karyokinesen."

sten Teile des Embryo und im Bereich der Blastoporuslippen. Mit den verschmolzenen Blastoporuslippen bildet das anstoßende Mesoderm eine einheitliche Zellmasse, in welcher die Mesodermstreifen enden, und mit welcher auch das solide Ende der Medullaranlage zusammenfließt. Diese Zellmasse stellt den früher schon genannten Primitivstreifen dar, welcher zur Bildung der Schwanzanlage verwandt wird (vergl. p. 269).

Schließlich will ich noch kurz meine eigene Auffassung der Mesodermbildung bei den Amphibien aussprechen. — Es beruht auf einer zeitlichen Verschiebung (Heterochronie), daß das Mesoderm schon während der Gastrulation gebildet wird statt nach derselben; man kann dabei eine verfrühte Anlage des Mesoderms oder eine verzögerte Durchführung der Gastrulation annehmen. Da ich als die ursprüngliche Bildungsweise des Mesoderms der Wirbeltiere die Herauswucherung am Blastoporusrande betrachte (p. 27), sehe ich ferner eine örtliche Verschiebung (Heterotopie) darin, daß die Herauswucherung längs der ganzen Gastralhöhle sich ausdehnte, so daß die Mesodermstreifen nicht längs des Rückens vorwachsen, sondern größtenteils längs des Rückens entstehen. Auch Abänderungen der Bildungsweise sind eingetreten. Bei den Fröschen erhält sich die Herauswucherung im hinteren Teile des Körpers, geht aber im übrigen Teile des Körpers in eine Abspaltung über. Bei den Tritonen zeigt sich die Herauswucherung in der ganzen Länge der Mesodermstreifen, nimmt aber zum Teil den Charakter einer Ausstülpung an [1]. Die Mesodermbildungsrinne ist nach meiner Ansicht daraus zu erklären, daß oft an dem Orte einer Herauswucherung eine Rinne auftritt. Ich leite die Leibeshöhle der Wirbeltiere phylogenetisch nicht von der Darmhöhle ab.

Medullarplatte und Medullarrohr
bei den anuren Amphibien.

Während der Gastrulation verdickt sich das Ektoderm an der Dorsalseite des Embryo und bildet die Medullarplatte. Zu der Zeit, wenn der Dotterpfropf klein wird, entsteht eine mediane Rinne auf derselben, die Medullarrinne, deren Bildung an der dorsalen Blastoporuslippe beginnt und nach vorn vorschreitet. Gleichzeitig grenzt sich die Medullarplatte nach den Seiten und nach vorn hin deutlicher gegen das anstoßende Ektoderm ab; der vordere Teil der

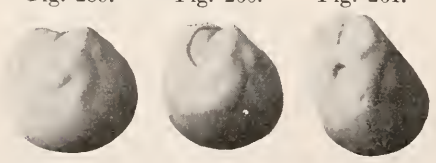


Fig. 259—261. Embryonen des Frosches (Rana fusca) von vorn gesehen. (Nach Modellen von Friedr. Ziegler.)

Fig. 259 zeigt die Erhebung der Medullarwülste und das Einsinken der Medullarrinne. Vergl. die hintere Ansicht Fig. 242 B.

Fig. 260 zeigt das Zusammenrücken der Medullarwülste und die Vertiefung der Medullarrinne. Vergl. die hintere Ansicht Fig. 242 C.

Bei Fig. 261 ist das Medullarrohr geschlossen. Man sieht unter dem Gehirnteil des Medullarrohrs die Mundbucht und die Sauggruben, wie sich beim Vergleich mit Fig. 266 ergiebt.

1) Die genetische Beziehung zwischen Herauswucherung (Proliferation), Abspaltung und Ausstülpung ist schon früher besprochen worden (p. 32).

Medullarplatte ist viel breiter als der übrige Teil und kann als Gehirnteil bezeichnet werden; an diesem vorderen Teile beginnt die Bildung der Medullarwülste (Fig. 259) und schreitet nach hinten hin fort; zur Zeit, wenn der Dotterpfropf verschwindet, ist die Erhebung der Medullarwülste bis zum Hinterende der Medullarplatte vorgeschritten. Auf Querschnitten sieht man, daß der Medullarwulst dadurch entsteht,

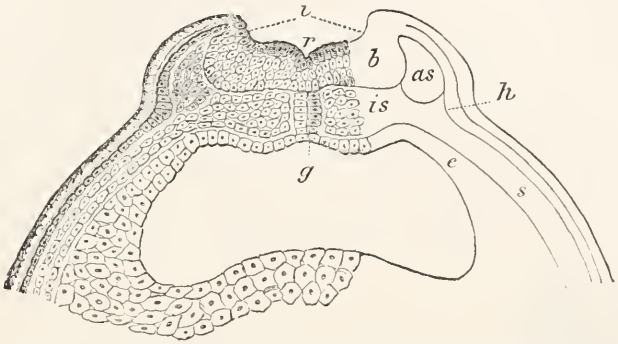


Fig. 262. Querschnitt durch den Rumpf eines Embryo der Unke (Bombinator igneus) zur Zeit der Erhebung der Medullarwülste. (Nach Goette.) *as* äußerer, *is* innerer Teil der Ursegmente, *b* Medullarplatte, *e* Enteroderm (Darmepithel), *g* Chorda, *l* Medullarwülste, *h* innere Zellschicht des Ektoderms, *r* Medullarrinne, *s* Seitenplatten.

daß die dicke Medullarplatte sich an ihrem Rande auffaltet, und daß der Rand mit dem anstoßenden Ektoderm sich mehr und mehr erhebt (Fig. 262). Die Medullarwülste biegen sich medianwärts zusammen, und indem sie sich median vereinigen, kommt das Medullarrohr zum Verschluß; dies geschieht zuerst am Anfang des Rumpfteiles des Embryo, und schreitet der Prozeß nach vorn und nach hinten fort[1]).

Von besonderem Interesse sind die Vorgänge am Hinterende des Embryo, welche die Bildung des Schwanzes herbeiführen. Man erinnere sich, daß zu der Zeit, als der Dotterpfropf sich zurückzog, durch mediane Vereinigung der seitlichen Ränder des Blastoporus der Primitivstreifen entstand (p. 264). Die Oeffnung, welche als Rest

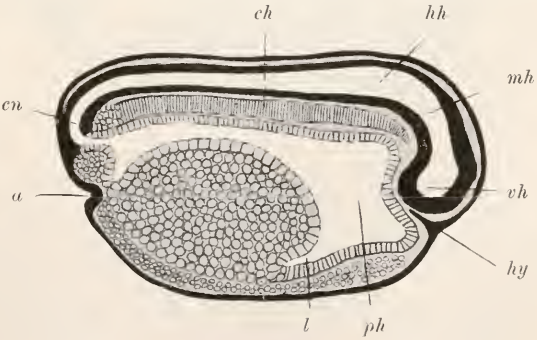


Fig. 263. Medianschnitt eines Froschembryo nach dem Schluß des Blastoporus. (Nach T. H. Morgan.) *a* Aftergrube, *ch* Chorda, *cn* Canalis neurentericus, *hh* Hinterhirn, *hy* ektodermale Hypophysenanlage, *mh* Mittelhirn, *ph* Kiemendarm (Pharyngealhöhle), *vh* Vorderhirn. Das Ektoderm ist schwarz dargestellt.

1) Vergl. die Bilder von Triton, Fig. 247 und 248.

des Blastoporus am Vorderende des Primitivstreifens bestehen bleibt, ist die erste Anlage des Canalis neurentericus (Fig. 242). Auf dem Primitivstreifen befindet sich eine mediane Rinne, die Primitivrinne, welche nach unten in die Aftergrube übergeht (Fig. 242 C). Die Medullarwülste enden am Primitivstreifen; wenn die Erhebung der Medullarwülste und der Schluß des Medullarrohres bis zum Primitivstreifen vorgeschritten sind, setzt sich das Medullarrohr in den Canalis neurentericus fort und steht durch dieses mit dem Darmrohr in Verbindung (Fig. 263). Zu dieser Zeit verschwindet die Primitivrinne (Fig. 242 E), und der Primitivstreifen kommt an die Ventralseite der hervortretenden Schwanzspitze zu liegen (Fig. 263).

Das Hervortreten des Schwanzes beruht auf folgenden Vorgängen. Schon zur Zeit der Erhebung der Medullarwülste ist das Hinterende der Medullarplatte ventralwärts umgebogen (Fig. 244). Während des Schlusses des Medullarrohres wird die Biegung noch deutlicher, und die Umbiegungsstelle bezeichnet die hervortretende Schwanzspitze. Bei der Bildung des Schwanzes streckt sich das Hinterende der Chorda

Fig. 264. Embryo von Rana fusca nach dem Schluß des Medullarrohres. Seitenansicht zu Fig. 265. Am Kopf erscheinen die Kiemenspalten. Der Schwanz beginnt hervorzutreten.

gerade oder etwas aufwärts, während es bisher abwärts gerichtet war (vergl. Fig. 265 u. Fig. 263). Der aufwärts gehende Teil des Canalis neurentericus, welcher vom Darm zur Spitze der Chorda geht (Fig. 265), stellt den Schwanzdarm oder postanalen Darm dar.

Während der Bildung des Schwanzes haben sich die Mesodermstreifen im Bereiche des Rumpfes in Ursegmente zerlegt; das Hinterende der Mesodermstreifen aber ist unsegmentirt. In dem Primitivstreifen, welcher an der Ventralseite des Schwanzdarmes liegt (Fig. 265).

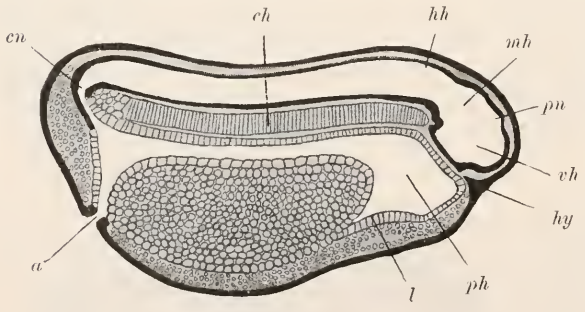


Fig. 265. Medianschnitt eines Froschembryo im Stadium der Fig. 264. (Nach A. M. Marshall.) *a* After, *ch* Chorda, *cn* Canalis neurentericus, *hh* Hinterhirn, *hy* ektodermale Hypophysenanlage, *l* Leberanlage, *mh* Mittelhirn, *pn* Zirbel, *ph* Kiemendarm (Pharyngealhöhle), *vh* Vorderhirn. Das Ektoderm ist schwarz dargestellt.

sind die Mesodermstreifen von beiden Seiten mit einander und mit dem Entoderm des Schwanzdarmes verschmolzen. Sehr lange erhält sich am Hinterende der Mesodermstreifen diese undifferenzirte Zellmasse; sie ist der Sitz reger Zellvermehrung, und von ihr geht die Verlängerung der Mesodermstreifen aus, während der Schwanz an Länge zunimmt und die Bildung der Ursegmente in den Mesodermstreifen nach hinten fortschreitet.

Indem die Schwanzanlage zu einem Ruderschwanz auswächst, wird die am Hinterende der Mesodermstreifen gelegene Zellmasse verbraucht. Zu gleicher Zeit verschwindet der Canalis neurentericus und obliterirt der Schwanzdarm, indem er von der Schwanzwurzel nach der Schwanzspitze hin sich verschließt. Der Schwanzdarm stellt dann einen dünnen Zellstrang dar, welcher bald ganz verschwindet.

Es muß noch bemerkt werden, daß ein offener Canalis neurentericus unter den Amphibien nur bei den Anuren vorkommt[1]; bei den Urodelen ist das Hinterende des Medullarrohres solid, und wird also der Canalis neurentericus nicht ausgebildet (p. 269). — Die Bildungsweise des Canalis neurentericus ist von theoretischer Bedeutung, da sie sowohl an die entsprechenden Vorgänge bei Amphioxus erinnert, als auch mit den Verhältnissen bei Selachiern Aehnlichkeit hat. Ein entsprechender offener Canalis neurentericus findet sich auch unter den Ganoiden bei Acipenser. Der Canalis neurentericus der höheren Wirbeltiere (Amnioten) ist zwar demjenigen des Frosches homolog, aber entsteht meist in etwas abgeändeter Weise (s. das letzte Capitel dieses Buches).

An die Darstellung der Bildung des Medullarrohres kann man die Entwickelungsgeschichte des ganzen Nervensystems anschließen. Wir wollen zuerst die Bildung des Gehirns betrachten, dann die Spinalganglien und Spinalnerven, dann die Sinnesorgane.

Da die Medullarplatte von Anfang an im Kopfteil des Embryo bedeutend breiter war als im Rumpfteil, ist das Medullarrohr in seinem vorderen Teile besonders groß und besitzt hier eine weite Höhlung. Dieser Gehirnteil des Medullarrohres gliedert sich in das Vorderhirn, das Mittelhirn und das Hinterhirn (Fig. 263). — Das Gehirn ist am vorderen Ende der Chorda nach abwärts umgebogen; daher ist das Vorderhirn abwärts gerichtet, das Mittelhirn liegt an der Hirnbeuge, und das Hinterhirn liegt horizontal in der Richtung des Rückens.

Aus dem Hinterhirn gehen das verlängerte Mark und das Kleinhirn hervor. Die obere Wand des Hinterhirns beginnt früh an Dicke abzunehmen, und der breite Hohlraum des Hinterhirns stellt den 4. Ventrikel dar. Eine kleine Leiste, welche den 4. Ventrikel nach vorn begrenzt, bildet das Kleinhirn, welches beim Frosch keine erhebliche Größe erreicht. — Das Mittelhirn wird an seiner dorsalen Wand median durch eine flache Furche in zwei Teile getrennt, aus welchen die beiden großen, halbkugelig vorspringenden Mittelhirnhälften des erwachsenen Frosches entstehen. — Aus dem ursprünglichen Vorderhirn gehen die beiden Hemisphären des Großhirns und das Zwischenhirn hervor. Von der oberen Wand des Zwischenhirns wächst die Zirbel (Glandula pinealis) hervor (Fig. 268). Der Boden des Zwischenhirns bildet unmittelbar vor dem Vorderende der Chorda eine trichterförmige Ausstülpung nach unten, das Infundibulum. Die Höhle des

1) Ich habe bei der Beschreibung des Canalis neurentericus des Amphioxus erwähnt, daß die Flimmerung im Medullarrohr von vorn nach hinten geht (p. 57). Beim Frosch verhält sich die Flimmerung im Medullarrohr ebenso. T. H. Morgan berichtet darüber Folgendes: „Mr. Wightman has demonstrated to me in the neural tube of adult frogs the ciliated epithelium in the living condition, and further by the addition of suspended carmine granules these cilia are seen to drive the particles towards the tail.“

Zwischenhirns ist der 3. Ventrikel, die verdickte Seitenwand desselben bildet jederseits den Sehhügel (Thalamus opticus).

Am unteren Ende des Infundibulums entsteht die Hypophyse. Dieselbe nimmt aber ihren Ursprung nicht vom Gehirn, sondern von einer besonderen Einstülpung des Ektoderms, welche über dem Munde sich bildet und als ein solider Fortsatz des Ektoderms zwischen der oberen Schlundwand und dem Gehirn vorwächst (Fig. 268). Das vorderste Ende des einwuchernden Zapfens schwillt kolbenförmig an und bildet ein Bläschen, während der Stiel, welcher dasselbe mit der Haut verbindet, zu Grunde geht. Dieses Bläschen, welches am vorderen Ende der Chorda unter dem Infundibulum liegt, stellt die Hypophyse dar. Es zerfällt in einzelne Lappen, und die Hypophyse besteht später aus einer Masse verschlungener Schläuche [1]).

Die Spinalganglien entstehen aus der Ganglienleiste, welche zur Zeit der Erhebung der Medullarwülste am Rande der Medullarplatte zur Sonderung gelangt. Wenn das Medullarrohr sich schließt, vereinigen sich die an den beiden zusammentreffenden Rändern der Medullarplatte gelegenen Leisten median zu einem einzigen Streifen, aus welchem dann nach beiden Seiten hin die Spinalganglien sich differenziren (Fig. 269), während die zwischenliegenden Teile schwinden. Die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven gehen nicht aus der ursprünglichen Verbindung der Ganglien mit dem Gehirn hervor, sondern wachsen von den Spinalganglien aus in das Rückenmark hinein. Die ventralen Wurzeln der Spinalnerven wachsen aus dem Rückenmark hervor und vereinigen sich mit den Nervensträngen der Spinalganglien.

Die Ganglien des Sympathicus entstehen von den Spinalganglien aus und von einigen Ganglien des Kopfes; wie Fig. 270 zeigt, gehen von den Spinalnerven medianwärts gerichtete Aeste ab, an deren Ende die Spinalganglien sich entwickeln.

Was die Gehirnnerven betrifft, so nimmt ein Teil derselben von der Ganglienleiste seinen Ursprung, welche sich am Gehirnteil des Medullarrohres in derselben Weise anlegt wie am Rückenmarksteil. Eine derartige Herkunft ist sicher bekannt von dem Trigeminus, dem Facialis und Acusticus und den sensiblen Aesten des Glossopharyngeus und Vagus (Marshall, Corning). Die Ganglien dieser Nerven treten in Verbindung mit einzelnen Stellen des Ektoderms, welche den Plakoden der Cyclostomen entsprechen (vergl. p. 82); die Ganglien legen sich an diese Plakoden an, verschmelzen mit Ganglienanlagen, welche sich von den Plakoden abspalten und trennen sich dann wieder von den Plakoden ab [2]). Diese Verbindung mit ektodermalen Plakoden, welche auf der Höhe der Seitenlinie liegen, ist deutlich zu erkennen bei den Ganglien des Trigeminus, des Facialis, des Glossopharyngeus und des Vagus [3]), während beim Acusticus das Ohrbläschen die Stelle der Plakode zu vertreten scheint. Von dem Ganglion des Vagus geht

1) Nach den Beobachtungen von Valenti (1895) nimmt auch das entodermale Epithel der Mundhöhle an der Bildung der Hypophyse Teil; nach der Darstellung von Corning (1899) ist das nicht der Fall.

2) Offenbar sind die Plakoden phylogenetisch aus Sinnesorganen (Sinnesfeldern der Haut) abzuleiten.

3) Die Plakode des Glossopharyngeus liegt am oberen Rande der ersten Kiemenspalte; die Aeste dieses Nerven verlaufen am Rande der ersten Kiemenspalte. Die Plakode des Vagus folgt hinter derjenigen des Glossopharyngeus. Die Aeste des Vagus gehen zu den folgenden Kiemenspalten, außerdem zum Herzen und zum Darmkanal, ferner zur Seitenlinie.

der Nerv der Seitenlinie aus, welcher zu den in mehreren Reihen gelegenen Sinnesorganen der Seitenlinie gehört.

Die Lage der Sinnesorgane der Seitenlinie und der übrigen Hautsinnesorgane der Larven ist in dem Abschnitt über die Larven und die Verwandlung abgebildet (Fig. 280 auf p. 301).

Das Ohrbläschen entsteht durch eine Einstülpung des Ektoderms. Dabei wird aber die Deckschicht des Ektoderms nicht einbezogen, sondern geht über die Einstülpung hinweg[1]). Das Ohrbläschen trennt sich vom Ektoderm völlig ab. Bei Larven von 11 mm Länge teilt es sich in zwei Abteilungen, den Utriculus und den Sacculus, zwischen welchen nur eine enge Verbindung bleibt. Am Sacculus entstehen die drei halbcirkelförmigen Kanäle, deren Abtrennung jeweils durch zwei sich entgegenwachsende einspringende Falten bewirkt wird. Von der Bildung der Paukenhöhle und der Tuba Eustachii wird später die Rede sein (p. 286).

Die Nase wird jederseits durch ein einsinkendes Feld des Ektoderms gebildet; es entsteht also jederseits eine Nasengrube (Fig. 266). Indem das Ektoderm am Rande derselben sich erhebt, geht aus jeder Nasengrube ein Nasensack hervor. Von jedem Nasensack wächst im Anfang der Larvenzeit ein Zellenstrang nach unten und hinten und verbindet sich mit dem Epithel der Mundhöhle unmittelbar hinter der Grenze der Ektodermeinstülpung. Diese Zellenstränge werden im weiteren Verlauf der Larvenzeit zu hohlen Kanälen, deren innere Oeffnungen die inneren Nasenlöcher sind.

Die entodermalen Organe
beim Frosch.

Die Entstehung der Darmhöhle wurde schon bei der Besprechung der Gastrulation behandelt (p. 262). Während der Gastrulation besteht das Entoderm, welches die Gastralhöhle umschließt, an der Dorsalseite aus der einige Zellen tiefen unteren Schicht (der eingestülpten Schicht), an der Ventralseite aus der Masse der großen Dotterzellen (Fig. 241). Von dem Entoderm der Dorsalseite trennen sich dann die Chorda und die beiden Mesodermstreifen ab, wie schon früher gezeigt wurde (p. 273). Die einschichtige Lamelle des Entoderms, welche unter der Chorda und dem Mesoderm als Begrenzung der Gastalhöhle verbleibt, bildet in Verbindung mit der großen Dottermasse das Epithel des Darmkanals und ist demnach als Enteroderm zu bezeichnen. Von der großen Masse der Dotterzellen trennt sich an der Peripherie eine dünne Schicht ab, welche zur Verbreiterung der Mesodermstreifen dient (Fig. 269), und außerdem entstehen Blutanlagen unter dieser Mesodermlamelle (vergl. p. 296). Der Rest der Masse der Dotterzellen bildet den ventralen Teil des Epithels des Darmkanals und ist also dem Enteroderm zuzurechnen.

Am Darmkanal des Frosches unterscheidet man erstens den Vorderdarm, welcher den Kiemendarm (resp. Pharynx), den Oesophagus und den Magen umfaßt, und zweitens den Mitteldarm, welcher vom Pylorus bis zur Kloake geht. Beim Embryo entsteht der Vorderdarm aus dem vorderen Teile der Gastralhöhle, der Mitteldarm aus dem folgenden

1) Auch die Sinnesorgane der Seitenlinie und ebenso die Linse entwickeln sich nur aus der unteren Zellenschichte des Ektoderms.

Teile derselben (Fig. 263 und 265). Die ventrale Wand des Mitteldarms wird von den großen Dotterzellen gebildet. Die Mundbucht entsteht durch eine Einstülpung des Ektoderms, ebenso die Kloake. — Wir wollen nun die Entwickelung der einzelnen Teile des Darmkanals genauer ins Auge fassen.

Betrachtet man eine Froschlarve zur Zeit des Ausschlüpfens, so bemerkt man an der Vorderseite des Kopfes die Mundbucht (Fig. 266), welche zu dieser Zeit noch nicht in den Darmkanal geöffnet ist, aber an welcher das Ektoderm mit dem Enteroderm in direkter Berührung steht (Fig. 288). Unter der Mundbucht sieht man die beiden Unterkieferwülste, welche in der Mitte durch eine schmale Rinne getrennt sind und an welchen ventral die beiden Sauggruben ansitzen (Fig. 266). Die beiden Sauggruben hängen zu dieser Zeit mit einander zusammen und bilden die Figur eines Hufeisens, dessen concaver Bogen nach vorn gerichtet ist.

In diesem Stadium umschließt der Vorderdarm eine weite Höhle, und sind an dem Kiementeil desselben die Anlagen der Kiemenspalten zu erkennen (Fig. 266). Die Kiemenspalten sind noch nicht

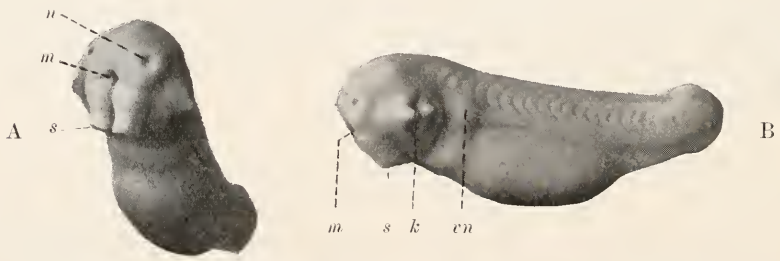


Fig. 266 A u. B. Larve von Rana fusca zur Zeit des Ausschlüpfens; A Ansicht von vorn, B Seitenansicht. (Nach einem Modell von Friedrich Ziegler.) Zu diesem Stadium gehört der Frontalschnitt Fig. 267 und der Medianschnitt Fig. 268.
k Kiemenspalte, *m* Mundgrube, *n* Nasengrube, *s* Sauggrube, *vn* Vorniere.

geöffnet, sondern nur durch Falten des Enteroderms gebildet, welche die Haut berühren (Fig. 267). Die Haut ist an den Stellen der Kiemenspalten etwas eingezogen und auf dem ersten und zweiten Kiemenbogen deutlich vorgewölbt (Fig. 266 u. 267). Auf diesen zwei Kiemenbögen (nachher auch auf dem dritten) entstehen kleine Knöpfchen, welche zu den äußeren Kiemen auswachsen [1]).

Die erste Kiemenspalte, welche dem Spritzloch der Selachier entspricht, öffnet sich nicht nach außen, sondern erfährt eigentümliche Umbildungen. Die Falte des Entoderms, welche die Anlage dieser Kiemenspalte bildet, erfährt in ihrem mittleren Teile eine Einbuchtung und wird hier gänzlich verdrängt, da das Quadratum und das Hyoid an dieser Stelle zur Verschmelzung kommen. Aber am oberen Teile dieser Falte bildet sich eine knopfartige Hervorragung, welche allmählich zu einem langgestielten Bläschen auswächst. Aus diesem Bläs-

1) Bemerkenswert ist die Uebereinstimmung mit entsprechenden Embryonen der Selachier (Fig. 221).

chen geht die Paukenhöhle (das Cavum tympani) hervor, der Stiel des Bläschens, welcher zeitweilig sehr dünn wird, erweitert sich später und bildet die Tuba Eustachii (Spemann 1898).

Der auf die erste Kiemenspalte (das Spritzloch) folgende Kiemenbogen ist der Hyoidbogen, von welchem später eine Hautfalte vorwächst, welche wie der Kiemendeckel der Fische die Kiemen bedeckt.

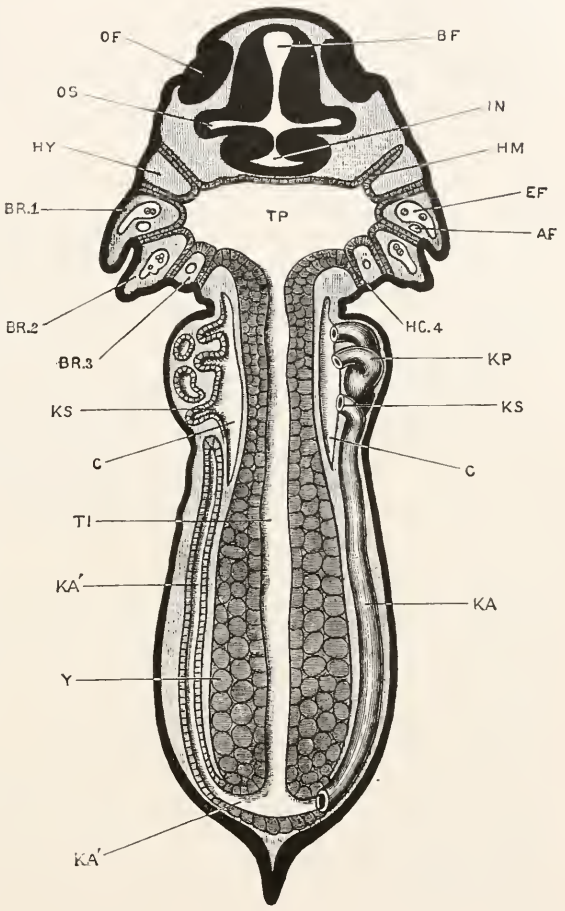


Fig. 267. Frontalschnitt durch eine Froschlarve zur Zeit des Ausschlüpfens (Stadium der Fig. 266) auf der Höhe der Nasengruben, der Kiemenspalten und der Vorniere. Vergr. 40mal. (Nach A. M. Marshall, 1893.) *AF* zuführendes Kiemengefäß des 1. Kiemenbogens, *BF* Vorderhirn, *BR.1* 1. Kiemenbogen, *BR.2* 2. Kiemenbogen, *BR.3* 3. Kiemenbogen, *C* Cölom (Vornierenteil desselben), *EF* abführendes Gefäß des 1. Kiemenbogens, *HM* Anlage der 1. Kiemenspalte (Spritzloch), *HY* Hyoidbogen, *IN* Infundibulum, *KA* Vornierengang (links aufgeschnitten gezeichnet), *KS* und *KP* Vornierentrichter und Vornierenkanälchen, *OF* Nasengrube, *OS* Stil der Augenblase, *TP* Kiemendarm (Pharynx), *TI* Darm, *Y* Dotterzellen in der Wand des Mitteldarmes.

Abgesehen von der ersten Kiemenspalte, welche dem Spritzloch entspricht, werden noch vier Kiemenspalten angelegt. Infolgedessen giebt es drei freie Kiemenbögen. Schon ehe die Kiemenspalten geöffnet sind, entwickelt sich auf jedem der drei Kiemenbögen eine verzweigte äußere Kieme (Fig. 277 auf p. 298).

Bei Larven von 9—10 mm Länge, bei welchen der Mund durchbricht, öffnen sich die Kiemenspalten und entstehen an den Kiemenbögen die inneren Kiemen; an jedem der drei freien Kiemenbögen sitzen am hinteren Rande zwei Reihen von kleinen Kiemenbäumchen; der vierte Kiemenbogen, welcher nur auf seiner Vorderseite an eine Kiemenspalte anstößt, trägt nur eine Reihe von Kiemenbäumchen. Die Kiemenbögen entwickeln an ihrem vorderen Rand große Platten (Filterplatten) mit einem complicirten System von

Fortsätzen, welche für das Atemwasser sozusagen einen Seiher bilden [1]).

Bei älteren Larven schwinden die äußeren Kiemen, und wächst die genannte Kiemendeckelfalte vom Hyoidbogen aus über die Kiemen hinweg. Es entsteht also jederseits eine Kiemenhöhle, jedoch vereinigt sich die Kiemendeckelhaut von rechts und links, so daß die beiden Kiemenhöhlen an der Ventralseite des Kopfes zusammenhängen. Die rechtsseitige Kiemenöffnung kommt zum Verschluß, und es bleibt nur links ein Atemloch (Spiraculum) bestehen [2]).

Am Boden der Kiemenhöhle entsteht median eine kurze Furche, welche sich an ihrem hinteren Ende vertieft; es entsteht hier eine kleine compacte Zellmasse, welche sich von dem Epithel des Kiemendarmes ablöst und welche die Anlage der Schilddrüse (Glandula thyreoidea) ist. Während der Larvenzeit teilt sich dieselbe in zwei seitliche Teile, die beiden Glandulae thyreoideae, welche beim erwachsenen Frosch seitlich an der ventralen Fläche des hinteren Zungenbeinhornes liegen und aus zahlreichen von einem einschichtigen Epithel ausgekleideten, drüsenähnlichen Hohlräumen bestehen.

Die Thymus entsteht aus entodermalen Anlagen, welche sich als kleine Knöpfchen vom oberen Teile der Kiemenspalten abtrennen (hauptsächlich von der zweiten Kiemenspalte).

Die Zunge bildet sich erst spät. Gegen das Ende der Larvenzeit, kurz vor der Metamorphose erhebt sich ein Wulst am Boden der Rachenhöhle, welcher zur Zunge auswächst.

Auf den Kiemendarm, welcher der Rachenhöhle des erwachsenen Frosches entspricht, folgt die Speiseröhre (Oesophagus). Merkwürdigerweise giebt es in der Entwickelung der Larven eine Periode, in welcher der Oesophagus nicht hohl ist, sondern compact mit Zellen erfüllt. Bei Larven von 8 mm Länge, kurz bevor der Mund durchbricht, wird der Oesophagus in der bezeichneten Weise verschlossen und öffnet sich erst bei Larven von $10^1/_2$ mm, bei welchen der Mund durchgebrochen ist (Marshall).

Die Bildung der Lungen geht von dem Epithel des Oesophagus aus. Die erste Anlage derselben sind zwei kleine, taschenartige Divertikel an den Seiten des Oesophagus, welche kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve entstehen. Diese beiden Divertikel verlängern sich allmählich zu den schlauchartigen Lungensäcken; derjenige Teil des Epithels des Oesophagus, welcher zwischen den beiden Mündungsstellen der Lungensäcke gelegen ist, senkt sich bei etwa 10 mm langen Larven in die Tiefe und bildet die Höhle des Larynx [3]); die Eingangsöffnung dieser Ausstülpung verengt sich und bildet einen Längsspalt, die Kehlkopfspalte (Aditus ad laryngem).

Am Anfang des Mitteldarmes entstehen die Leber und das Pancreas. Schon bei ausschlüpfenden Larven bemerkt man am Anfang des Mitteldarmes eine Bucht des Darmes, welche am Anfang der Dotterzellenmasse in dieselbe sich einsenkt (Fig. 268). Aus der vorderen Wand dieser Leberbucht entsteht das Lebergewebe, indem

1) In Bezug auf den Bau der inneren Kiemen, sowie in Bezug auf die Anatomie und Histologie der Mund- und Kiemenhöhle verweise ich auf die eingehenden Untersuchungen von Fr. E. Schulze (1888 und 1892).

2) Ueber die Lage des Atemloches bei den Larven der Batrachier vergl. p. 300.

3) Eine Trachea ist bei Fröschen nicht vorhanden. — Die obige Beschreibung der Entstehung der Lungen ist dem Buche von A. M. Marshall (1893) entnommen.

sich zunächst zahlreiche Buchten bilden, welche sich dann vielfach verzweigen. Der Anfangsteil der Leberbucht verengt sich und bildet den Gallengang, an welchem als seitliches Divertikel die Gallenblase entsteht. — Das Pancreas entwickelt sich aus einer dorsalen compacten Anlage, welche gegenüber der Leberbucht an der Dorsalseite des Mitteldarmes entsteht, und aus zwei ventralen Anlagen, welche an dem Anfang des Leberganges ihren Ursprung nehmen (Goette, Göppert, Stöhr). Die Vereinigung des linken und rechten ventralen Pancreas geschieht am dorsalen (resp. vorderen) Umfange des Ductus

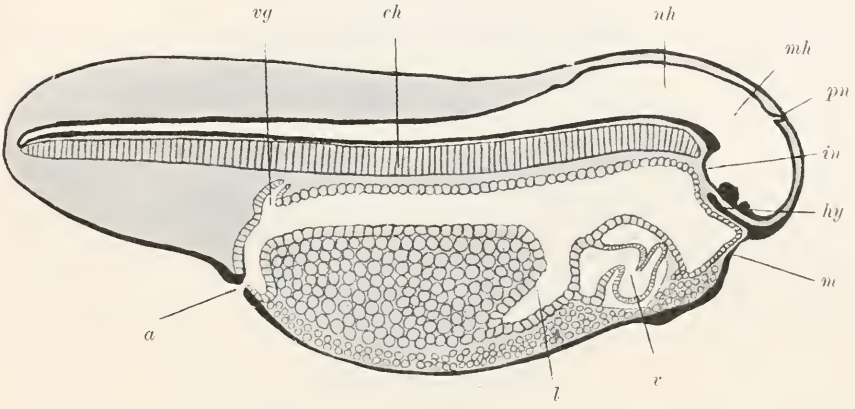


Fig. 268. Medianschnitt einer Froschlarve ungefähr im Stadium der Fig. 266. (Nach A. M. Marshall.) *a* Anus, *ch* Chorda, *l* Leberbucht, *in* Infundibulum, *hy* ektodermale Anlage der Hypophyse, *m* Mundbucht, *mh* Mittelhirn, *nh* Nachhirn, *r* Ventrikel des Herzens (das Endothel ist nicht dargestellt), *vg* Mündung des Vornierengangs. Vergr. 22mal.

choledochus, während die Mündungen der Ausführungsgänge dieser beiden Drüsen an dem ventralen (resp. hinteren) Umfange desselben an einander rücken und zu einer Mündung verschmelzen. Hierdurch entsteht ein pancreatischer Ring um den Ductus choledochus, nahe seiner Mündung in den caudalen Abschnitt der Duodenalschlinge. Die aus der dorsalen Anlage hervorgegangene Pancreasanlage verschmilzt mit dem ventralen Pancreas, und der Ausführungsgang des dorsalen Pancreas obliterirt (Choronshitzky).

Der Mitteldarm hat zur Zeit des Ausschlüpfens der Larve eine ziemlich enge Lichtung; er wird dorsal von einem einschichtigen Epithel, ventral von der Masse der Dotterzellen begrenzt. Bald nach dem Ausschlüpfen verlängert sich der Mitteldarm und bildet allmählich ein langes Rohr, welches in der Bauchhöhle spiralig aufgerollt liegt und ein einschichtiges Epithel besitzt. — Zur Zeit der Verwandlung der Larve wird keine Nahrung in den Darm aufgenommen und findet eine histologische Veränderung des Darmkanals statt, wobei der Mitteldarm die spiralige Lage aufgiebt, sich etwas verkürzt und den bekannten Dünndarm-Knäuel des Frosches bildet. Gleichzeitig erweitert sich der Endabschnitt des Mitteldarmes und bildet das Rectum.

Die Kloake geht aus einer kleinen Einbuchtung des Ektoderms hervor. Es wurde schon bei der Gastrulation gesagt, daß aus dem hintersten Teile der Blastoporusrinne der After entsteht. Jedoch

kommt die Oeffnung vorübergehend zum Verschluß (Fig. 263) und bildet sich dann an derselben Stelle von neuem (Fig. 265). — Es ist beachtenswert, daß zur Zeit des Ausschlüpfens wohl der After gebildet, aber der Mund noch nicht geöffnet ist. Es hängt dies damit zusammen, daß an dem Endteil des Darmes die Vornierengänge einmünden (Fig. 267 u. 268), und daß die Vorniere bei jungen Larven schon eine excretorische Function ausführt.

Die Harnblase des Frosches bildet sich in der letzten Periode des Larvenlebens als eine ventrale Ausstülpung von der Kloake aus [1]).

Schließlich muß ich noch einige rudimentäre Anlagen besprechen, welche zu dem Darmkanal gehören, nämlich den postanalen Darm und den Hypochordalstrang.

Der postanale Darm geht aus dem unteren Teile des Canalis neurentericus hervor; er verläuft von der Kloake zur Schwanzspitze. Er stellt ursprünglich einen offenen Kanal dar (Fig. 265), wird aber bald ein dünner solider Zellenstrang, welcher während der ersten Larvenzeit verschwindet.

Der Hypochordalstrang ist ein entodermaler Strang, welcher sich längs des Darmes median von dem Enteroderm ablöst, nachdem die Bildung der Chorda vollzogen ist (Fig. 269). Wie Stoehr gezeigt hat, erfolgt bei Amphibien die Ablösung des Subchordalstranges nicht continuirlich, sondern in mehreren Abschnitten [2]).

Die mesodermalen Organe des Frosches.

Die Entstehung der Mesodermstreifen ist schon in einem früheren Abschnitt beschrieben worden (p. 273). Wie bei anderen Wirbeltieren gliedert sich der medial gelegene Teil der Mesodermstreifen in Ursegmente, während der laterale Teil die Seitenplatten darstellt. Die Seitenplatten umgreifen die Masse der Dotterzellen, da sie größtenteils durch Abspaltung von der Masse der Dotterzellen entstanden sind (Fig. 269), wie schon oben gesagt wurde (p. 275).

In jedem Ursegment entsteht eine kleine Höhle (Myotomhöhle); dieselbe ist in der Weise der Außenseite des Ursegmentes genähert, daß die hauptsächliche Masse der Zellen des Ursegmentes an der medialen Seite der Höhlung liegt, und nur ein einfaches Epithel die laterale Wand bildet (Fig. 269). Zu dieser Zeit sind die Ursegmente noch nicht von den Seitenplatten abgetrennt, so daß der Hohlraum des Ursegmentes auf den mittleren Querschnitten desselben mit dem

1) Die Harnblase ist bei vielen Urodelen und bei den Gymnophionen ungeteilt und sackförmig; bei Molchen, Salamandern, Fröschen und Kröten ist sie anfangs ebenso gestaltet, wächst aber nachher in zwei Zipfel aus. Bei Alytes und Bombinator wird die Blase zweiteilig (H. H. Field).

2) Die Hypochorda von Rana temporaria entsteht als pigmentirte Leiste aus der dorsalen Darmwand. Man unterscheidet eine Kopfhypochorda und eine Rumpfhypochorda. Erstere entsteht später als die Rumpfhypochorda und ist ein unscheinbarer, vor dem 1. Myomer gelegener länglich- ovaler Körper, der nicht mit der Rumpfhypochorda zusammenhängt und bald wieder verschwindet. Die Rumpfhypochorda schnürt sich, vom Kopf zum Schwanz vorschreitend, von der Darmwand allmählich ab, jedoch so, daß anfangs noch eine Anzahl von Verbindungsbrücken mit der Darmwand bestehen bleibt. Die anfänglich bestehende segmentale Anordnung dieser Brücken wird späterhin undeutlicher (Stoehr). Die Hypochorda wird später rückgebildet und nimmt am Aufbau anderer Organe nicht Teil (Stoehr 1895, Bergfeldt 1896).

Hohlraum der Seitenplatten (Splanchnocöl) in Zusammenhang steht (Fig. 269 rechts), ganz ähnlich, wie es auch für die Selachier beschrieben

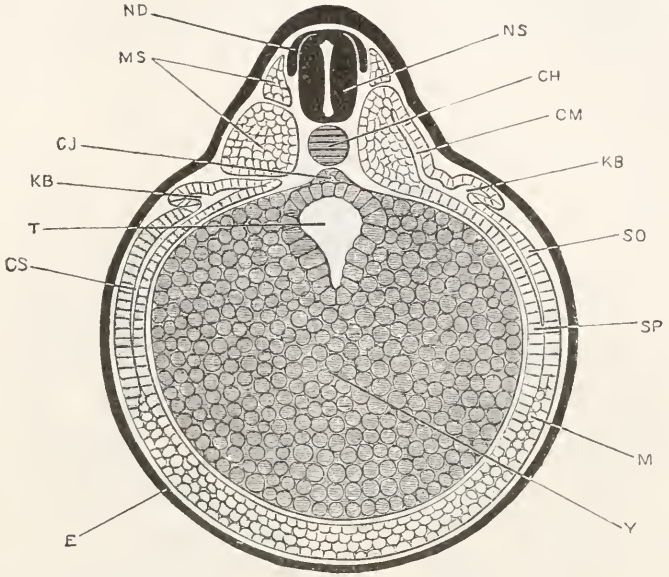


Fig. 269. Querschnitt durch die Mitte eines Froschembryo von 3,5 mm Länge (Stadium der Fig. 242 D). Vergr. 52mal. (Nach A. M. Marshall, 1893.) *CH* Chorda, *CJ* Subchordalstrang, *CM* Myocöl (Höhle im Ursegment), *CS* Splanchnocöl (Höhle zwischen den Seitenplatten, Leibeshöhle), *E* Ektoderm, *KB* Vornierengang, *M* Mesoderm, *MS* Myotome (Ursegmente), *ND* Nervenleiste (Anlage der Spinalganglien), *NS* Rückenmark (Medullarrohr), *SO* Somatopleura, *SP* Splanchnopleura, *T* Gastralhöhle (Darmhöhle), *Y* Dotterzellen.

wurde. — Etwas später werden die Ursegmente völlig von den Seitenplatten abgetrennt. Aber noch ehe dies geschehen ist, beginnt schon die Bildung der Sklerotome und die Anlage der Vorniere.

Die Sklerotome sind durch lockere Mesenchymzellen dargestellt, welche vom unteren Teile des Ursegmentes hervorwuchern. Wie bei anderen Wirbeltieren fließt das Mesenchym der Sklerotome zu einer einheitlichen Schichte zusammen, welche an den Seiten der Chorda, unter der Chorda und an den Seiten des Medullarrohres sich ausbreitet. So entsteht die skeletogene Schichte, in welcher später die knorpeligen Anlagen der Wirbelsäule ihren Ursprung nehmen.

Die Vorniere wird schon vor dem Ausschlüpfen der Larve angelegt. Es entsteht eine Falte am äußeren Blatt der Seitenplatten (Fig. 269*KB*): der vorderste Teil dieser Falte bildet die Vorniere, der folgende Teil den Vornierengang. An der Vorniere bleibt die Verbindung mit der Leibeshöhle erhalten, während der Vornierengang sich gänzlich von den Seitenplatten abschnürt. Aus der ursprünglich einheitlichen, schlitzförmigen Oeffnung der Vorniere entstehen 3 Oeffnungen, Vornierentrichter[1]), von welchen 3 kleine Kanälchen ausgehen,

1) Nach den Beobachtungen von Field (1891) an Rana sylvatica werden sowohl die Vorniere als auch der Vornierengang solid angelegt und erhalten erst

die in den Vornierengang münden (Fig. 267). Die 3 Vornierentrichter[1]) liegen unter dem 2., 3. und 4. Myotom. Der vorderste Teil des Vornierenganges verlängert sich sehr und bildet viele Schlingen, welche einen (lateral von den 3 Vornierenkanälchen gelegenen) Knäuel darstellen, der von den Cardinalvenen umspült wird (Fig. 270). — Der

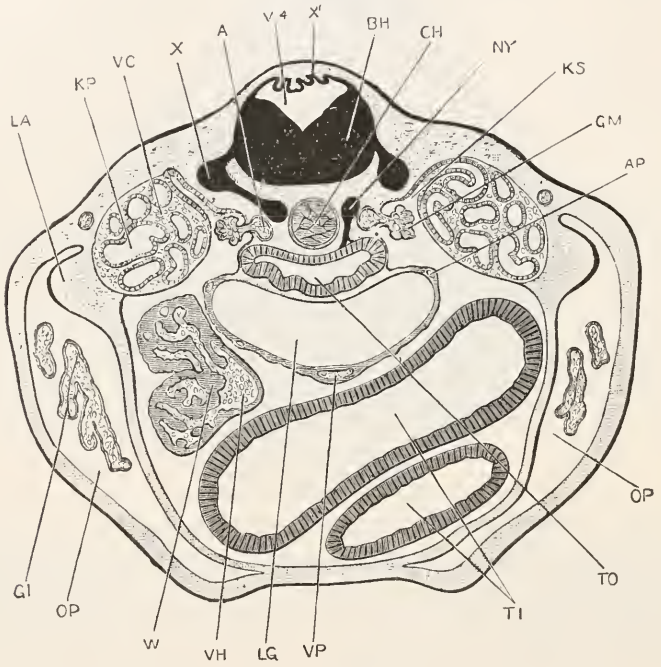


Fig. 270. Querschnitt durch eine Froschlarve von 12 mm Länge. Der Schnitt geht durch die Vorniere. Vergr. 44mal. (Nach A. M. Marshall.) *A* Aortenwurzel, *AP* Arteria pulmonalis, *BH* Medulla oblongata, *CH* Chorda, *GI* Kiemen, *GM* Glomerulus der Vorniere, *KP* Knäuel des Vornierengangs an der Vorniere, *KS* 2. Vornierentrichter, *LA* Anlage der vorderen Extremität, *LG* Anfangsteil der Lungen (Laryngealhöhle), *NY* Ganglion des Sympathicus, *OP* Kiemenhöhle (Opercularhöhle), *TI* Darm, *TO* Oesophagus, V^4 4. Ventrikel des Gehirns, *VC* Cardinalvene, den Vornierenknäuel umspülend, *VH* Vena cava, *VP* Vena pulmonalis, *W* Leber, *X* Spinalganglion, *X'* Dach des 4. Ventrikels.

Vornierengang verbindet sich an seinem Hinterende mit dem Endabschnitt des Darmes und mündet in denselben. — In demjenigen Abschnitt der Leibeshöhle, von welchem die Vornierenkanälchen ausgehen und welcher der Vornierenkammer der Teleosteer und Dipnoer entspricht, bildet sich von der medialen Wand her ein Glomerulus, in welchen die Aorta eine kleine Arterie entsendet (Fig. 270). Der Vornierenteil der Leibeshöhle wird aber von der übrigen Leibeshöhle nicht abgeschnürt.

---

nachträglich ein Lumen. Die 3 Vornierentrichter gehen daher nach Field nicht aus einer ursprünglich einheitlichen Oeffnung hervor, sondern differenziren sich in der gemeinsamen soliden Vornierenanlage.

1) Bei den Urodelen legen sich in der Regel 2, bei den Anuren 3 Vornierenkanälchen an.

Bei Larven von 20 mm Länge beginnt die Rückbildung der Vorniere, und wird der Vornierengang hinter der Vorniere unterbrochen. Zu dieser Zeit functionirt schon die Urniere, deren Bildung bei 10—12 mm langen Larven beginnt. Die Urnierenkanälchen entstehen aus Haufen von Mesodermzellen, welche anfangs segmental liegen, aber später die segmentale Anordnung aufgeben. Das vorderste Urnierenkanälchen liegt etwa 3 Segmente hinter der Vorniere, jedoch verfallen die vordersten 3—4 Urnierenkanälchen bald der fettigen Degeneration. — Jedes Urnierenkanälchen entwickelt einen Malpighischen Körper mit Glomerulus und verbindet sich mit dem Vornierengang. Außerdem bildet jedes Vornierenkanälchen einen Verbindungsstrang nach dem Peritonealepithel. Aus demselben geht ein Nierentrichter (Nephrostom) hervor: allein die Nierentrichter geben secundär ihre Verbindung mit den Nierenkanälchen auf und bilden flimmernde Kanäle, welche auffallenderweise in die Nierenvenen münden [1]).

Die Anlage der Gonaden wird bei Froschlarven von etwa 10 mm Länge bemerkbar. Jederseits findet man eine Genitalfalte des Peritoneums, welche als Längsfalte neben dem dorsalen Mesenterium sich hinzieht, zwischen diesem und dem vorderen Teile der Niere liegend. Der vorderste Teil dieser Genitalfalte giebt den bekannten gelappten Fettkörpern des Frosches den Ursprung, während der folgende Teil den Hoden oder den Eierstock bildet [2]).

Der Eileiter (Müller'sche Gang) wird von manchen Autoren durch Abspaltung von dem Urnierengang abgeleitet. Neuere Autoren berichten, daß der Eileiter unabhängig vom Urnierengang entsteht und aus einem Streifen des Epithels der Leibeshöhle seinen Ursprung nimmt [3]).

Wenn die Leibeshöhle zwischen den Seitenplatten erscheint, stellt der vorderste Teil derselben die Pericardialhöhle dar. Zwischen den beiden Pericardialhöhlen entsteht das Herz. Man sieht an den schematischen Fig. 271 A und B die beiden Pericardialhöhlen, welche median unter der Herzanlage zusammentreffen. Das innere Blatt der Seitenplatten (die Splanchnopleura) bildet die Muskelwand des Herzens (Fig. 271 C). Das Endothel des Herzens entsteht aus einer Anzahl vereinzelter Zellen, welche von der Masse der großen Dotterzellen oder von dem sich anschließenden Entoderm des Vorderdarmes abstammen [4]). Diese Zellen haben also einen ähnlichen Ursprung wie die ersten Blutzellen, von welchen später die Rede sein wird (p. 295 u. 296).

---

1) Zur Erklärung dieser merkwürdigen Verhältnisse kann folgende Ueberlegung beitragen. Die Leibeshöhle der Wirbeltiere hatte ursprünglich eine excretorische Function; die Trichter der Vorniere und der Urniere führten die Flüssigkeit ab. Die Bildung des Glomerulus der Vorniere erhöhte die excretorische Thätigkeit. Als aber in der Urniere zahlreiche Malpighi'sche Körper entstanden, war die excretorische Thätigkeit der Leibeshöhle nur noch von geringer Bedeutung. Indem die Vorniere schwand und die Nephrostome ihre Verbindung mit den Nierenkanälchen aufgaben, hörte diese Function der Leibeshöhle ganz auf.

2) Eine genauere Darstellung der Entstehung der Genitalorgane des Frosches ist in dem Lehrbuche von A. M. Marshall (Vertebrate Embryology, London 1893) zu finden, in welchem auch die Entwickelung der übrigen Organsysteme des Frosches hauptsächlich auf Grund eigener Beobachtungen des Verfassers ziemlich ausführlich beschrieben wird.

3) Letztere Ansicht wird hinsichtlich des Frosches vertreten von Mac Bride (1892) und A. M. Marshall (1893), hinsichtlich des Axolotls von G. Wilson (1894).

4) Ich verweise auf die Publicationen von Goette, Rabl, Oellacher, Schwink, Houssay, Brachet, T. H. Morgan.

Das hintere Ende des Herzens berührt die Leber (Fig. 268). Der Herzschlauch erfährt wie bei anderen Wirbeltieren eine N-förmige Krümmung und gliedert sich in den Sinus venosus, den Vorhof, die Herzkammer und den Truncus arteriosus (Fig. 272). Bei den Larven entsteht (bald nach dem Durchbruch des Mundes) die Scheidewand des Vorhofes, welche als eine Falte von oben herabwächst. Gleichzeitig entstehen die Längsfalten im Truncus arteriosus, durch welche beim

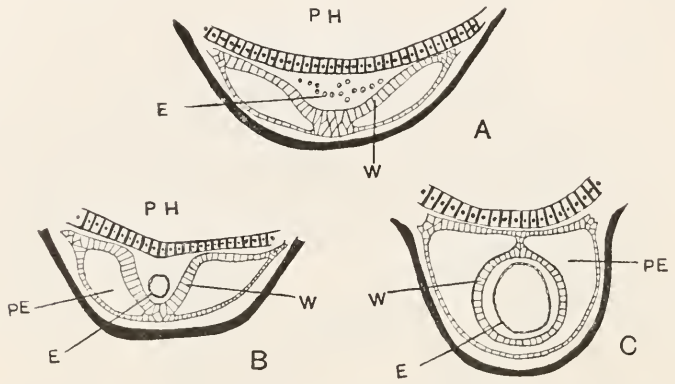


Fig. 271 A—C. Drei Stadien der Entwickelung des Herzens des Frosches, schematisch. (Nach T. H. Morgan 1897.) *E* Endothel, *PE* Pericardialhöhle, *PH* Kiemendarm (Pharyngealhöhle), *W* Wand des Herzens. Das Ektoderm ist schwarz gezeichnet.

Frosch einigermaßen eine Trennung des arteriellen und des venösen Blutes herbeigeführt wird [1]).

Die Kiemenarterien, welche vom Truncus arteriosus aus in die Kiemenbögen eintreten, geben Aeste in die Kiemenbäumchen der äußeren und inneren Kiemen. Das Blut, welches aus diesen zurückkehrt, wird von abführenden Kiemengefäßen (Kiemenvenen) gesammelt, welche dann in die Aortenwurzeln übergehen (Fig. 272). Während der Larvenzeit (bei Larven von etwa 12 mm Länge) treten die zuführenden Kiemengefäße am unteren Teile der Kiemenbögen mit den abführenden in directe Verbindung, so daß bei älteren Larven in jedem Kiemenbogen ein Gefäßbogen (Arterienbogen, Aortenbogen, Schlundbogengefäß) liegt. — Bei der Metamorphose der Larve wird der erste Gefäßbogen zum Arcus caroticus [2]), und bildet der zweite Gefäßbogen den definitiven Aortenbogen (Arcus aorticus); der dritte Gefäßbogen wird rückgebildet, und der vierte Gefäßbogen, welcher schon zur Larvenzeit einen Ast zur Lunge entsendet, verliert die Verbindung mit der

1) Obgleich die Kammer keine Scheidewand besitzt, kann doch das Blut des rechten und des linken Vorhofes auch in der Kammer einigermaßen getrennt bleiben, da die Trabekel der Museulatur der Kammer nach Art von dorsoventral verlaufenden Scheidewänden angeordnet sind.

2) Im Hyoidbogen werden schon vor dem Ausschlüpfen der Larve ähnliche Gefäße angelegt wie in den folgenden Kiemenbögen; aber der Gefäßbogen des Hyoidbogens wird frühzeitig rückgebildet. Der erste Gefäßbogen der älteren Larve ist also derjenige, welcher in dem ersten freien Kiemenbogen sich befindet; von diesem Gefäßbogen gehen schon zur Larvenzeit die Carotiden ab, und nach der Metamorphose obliterirt gewöhnlich die Verbindung mit der Aortenwurzel, so daß alles Blut dieses Bogens in die Carotiden gelangt (Fig. 273).

Aortenwurzel und wird zum Arcus pulmo-cutaneus, welcher (infolge der Längsfalte im Truncus arteriosus) hauptsächlich venöses Blut erhält (Fig. 273).

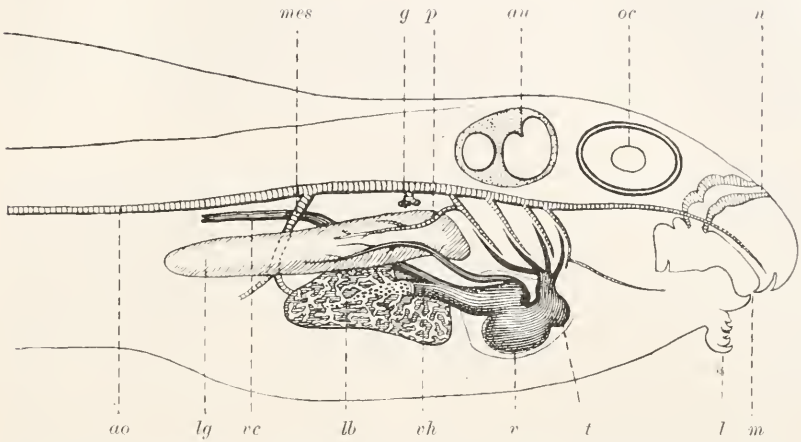


Fig. 272. Schema der Gefäße einer 12 mm langen Froschlarve zur Zeit des Erscheinens der hinteren Gliedmaßen. Man sieht die zuführenden und abführenden Gefäße der vier Kiemenbögen. (Nach A. M. Marshall etwas vereinfacht.) *ao* Aorta, *au* Gehörorgan, *g* Glomerulus der Vorniere, *l* Unterlippe, *lg* Lunge, *lb* Leber, *m* Mund, *mes* Arteria mesenterica, *n* Nase, *oc* Auge, *p* Arteria pulmonalis (darunter, dunkel gezeichnet, die Vena pulmonalis), *t* Truncus arteriosus, *v* Ventrikel, *vh* Vena hepatica, *vc* Vena cava (in Verbindung mit den hinteren Cardinalvenen).

Von den Venen will ich hier nur die wichtigsten erwähnen, zunächst die beiden Ductus Cuvieri, welche die vorderen und hinteren Cardinalvenen aufnehmen und von den beiden Seiten her in den Sinus venosus einmünden; sodann die Dottervenen (Venae vitellinae), welche an der Masse der großen Dotterzellen sich entwickeln und an der Leber vorbei nach vorn zum Sinus venosus gehen; ferner die Hohlvene (Vena cava), welche allmählich während der Larvenzeit sich ausbildet und das Blut aus dem hinteren Teile der hinteren Cardinalvenen aufnimmt und, auf der linken Seite der Leber verlaufend, in den Sinus venosus eintritt (Fig. 272).

Die Dottervenen sind von besonderer Bedeutung deswegen, weil sie die ersten Blutkörperchen in die Circulation einführen. Diese

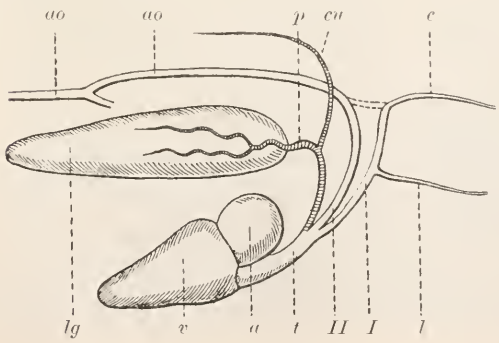


Fig. 273. Schema der Arterienbögen eines erwachsenen Frosches. (Nach einer Figur von A. M. Marshall vereinfacht.) *a* rechter Vorhof des Herzens, *ao* Aortenwurzel und Aorta descendens, *c* Carotis, *cu* Arteria cutanea, *l* Arteria lingualis, *lg* Lunge, *p* Arteria pulmonalis (aus dem 4. Arterienbogen entspringend), *t* Truncus arteriosus, *I* Arcus caroticus, *II* Arcus aorticus. Die punktirt gezeichnete Verbindung zwischen diesen beiden Bögen obliterirt.

lösen sich an der Masse der großen Dotterzellen, also an der späteren Darmwand ab. Gewöhnlich werden diese Zellen als Entodermzellen aufgefaßt, man kann sie aber auch als verspätet abgelöste Mesodermzellen ansehen, da die Seitenplatten sich rings um die Masse der Dotterzellen herum von derselben abgetrennt haben (vergl. p. 275).

Die Milz entsteht als eine kugelige Zellmasse an der Arteria mesenterica. Das Gewebe derselben wird vom Entoderm abgeleitet, kann aber vielleicht auch auf mesodermalen Ursprung zurückgeführt werden [1]).

Bei den Amphibien können die ersten Blutzellen als entodermal aufgefaßt werden, da sie sich von der Masse der Dotterzellen ablösen; Aehnliches gilt vom Endothel des Herzens (p. 293). Wenn man also nur die Verhältnisse bei den Amphibien und die nahezu übereinstimmenden Verhältnisse bei den Petromyzonten (vergl. p. 86) ins Auge faßt, läßt sich die Theorie aufstellen, daß das Blut und die Gefäße entodermaler Abkunft seien. Diese Ansicht ist besonders von Goette vertreten worden, dessen Studien sich hauptsächlich auf Amphibien und Petromyzonten beziehen.

Aber ich bin der Ansicht, daß die Blut- und Gefäßanlagen bei den Wirbeltieren im Allgemeinen zum Mesoderm, genauer gesagt, zum Mesenchym gehören, und daß die Befunde bei den Amphibien auch in diesem Sinne aufgefaßt werden können [2]). Ich muß dafür die Gründe anführen.

Zunächst ist darauf zu verweisen, daß schon Schwink (1891) die Möglichkeit der mesodermalen Ableitung dargelegt hat. Schwink schreibt in Bezug auf die Entstehung der Blutkörperchen Folgendes: „Bei den Anuren entwickelt sich aus einem ursprünglich einheitlichen Teil, dem primären Entoblast, durch Delamination nach außen der Mesoblast, und wir bezeichnen den nach innen verbleibenden Rest als secundären Entoblast. Wenn es nun auch nach meinen Präparaten bestimmt feststeht, daß die Blutkörperchen im ventralen Abschnitt des secundären Entoblast (und zwar im Dotterentoblast) sich entwickeln, so muß ich doch auf die Möglichkeit hinweisen, daß während der Delamination Teile, welche eigentlich (d. h. nach palingenetischen Principien) zum Mesoblast in näherer Beziehung gestanden haben können, durch cenogenetische Processe beim secundären Entoblast verblieben sein konnten, und daß dadurch der Anschein erweckt werden konnte, als ob die Blutkörperchen im Entoblast entstünden."

Hinsichtlich der Gefäßzellen spricht sich Schwink in folgender Weise aus: „Die Gefäßzellen entstehen nahe an der Uebergangsstelle des Darmentoblast in den Dotterentoblast aus dem letzteren; sie wandern von

1) Die entodermale Entstehung der Milz ist von Maurer beschrieben worden. Choronshitzky (1900) bestreitet zwar nicht, daß entodermale Zellen an der Bildung der Milz teilnehmen, aber er faßt die Milz als ein mesenchymatisches Organ auf und leitet sie der Hauptsache nach von den Seitenplatten ab. „Die Milz stellt einen dem linken Visceralblatt des Mesoderms eng anliegenden verdichteten Mesenchymherd dar." „Das Aussehen des Mesothelüberzugs der Milzanlage muß so gedeutet werden, daß derselbe an der Entstehung der letzteren aetiv beteiligt sei." — Da die Milz bei allen anderen Wirbeltieren aus dem Mesenchym entsteht, halte ich es für wahrscheinlich, daß auch die Milz der Amphibien früher mesodermaler Herkunft war.

2) Ich habe diese Ansicht schon früher vertreten in dem Vortrag: Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft, 1892, p. 18—30.

ihrem Entstehungsort aus nach vorn an jene Stelle, wo das Herz zur Anlage kommt; hier bilden sie durch Aneinanderlegung den primitiven Herzschlauch." „Es muß berücksichtigt werden, daß gerade an den Stellen, wo hauptsächlich die Entwickelung der Gefäßzellen platzgreift, der Mesoblast durch eine Art Delamination vom primären Entoblast sich ableitet." Es kann also in ähnlicher Weise wie oben bei den Blutzellen eine ursprünglich mesodermale Entstehung angenommen werden.

In Anschluß an Schwink [1]) vertrete ich also die Ansicht, daß die Blutzellen und Gefäßzellen der Amphibien ursprünglich vom Mesoderm stammten, aber infolge cenogenetischer Abänderung dem Entoderm zuzugehören scheinen, weil sie zur Zeit der Abtrennung des Mesoderms bei dem Entoderm verbleiben und sich erst später von demselben trennen.

Ich mache zu Gunsten dieser Auffassung geltend, daß bei allen anderen Wirbeltieren, insbesondere bei den Selachiern, den Teleosteern und den Amnioten der mesodermale Ursprung der ersten Blutanlagen nicht zu bestreiten ist. Ferner ist anzuführen, daß diejenigen Organe, welche bei Amphibien und bei anderen Wirbeltieren in postembryonaler Zeit der Bildung von roten Blutzellen dienen — also das lymphoide Gewebe der Urniere (bei Teleosteern), die Milz (bei Teleosteern, urodelen Amphibien und jungen Säugetieren) und das Knochenmark (bei anuren Amphibien und bei Amnioten) — sicherlich mesodermalen Ursprungs sind; da nicht anzunehmen ist, daß die roten Blutzellen beim erwachsenen Tier aus einem anderen Keimblatt stammen als beim Embryo, so ist auch beim Embryo im Zweifelsfalle die mesodermale Ableitung der Blutanlagen für die wahrscheinlichere zu halten.

Schließlich verweise ich noch auf die Wirbellosen. Da bei allen wirbellosen Tieren, bei welchen ein Blutgefäßsystem existirt, die Gefäße zum Mesoderm zu rechnen sind und stets die etwa vorhandenen Blutzellen ebenfalls von diesem Keimblatt stammen, so ist es wahrscheinlich, daß auch bei den Wirbeltieren das Blut und die Gefäße ursprünglich dem Mesoderm angehörten.

Die Larven und die Verwandlung.

Demonstrationsmittel: Wandtafel von Leuckart und Chun, No. 69 und neue Serie No. 9. — Wachsmodelle von Friedrich Ziegler, Freiburg i. B., Serie 25.

Die Verwandlung (Metamorphose) der Amphibien ist von großem Interesse, da die Larven in mancher Hinsicht frühere Stufen der Stammesentwickelung wiederholen. Die Larven der lungenatmenden Amphibien leben im Wasser und atmen durch Kiemen. In dieser Hinsicht verhalten sie sich also wie Fische, und das Visceralskelet,

Fig. 276. Modell des Visceralskelets einer 29 mm langen Larve von Rana fusca. (Nach Gaupp 1894.) Man sieht vorn den Hyoidbogen, dahinter 4 Kiemenbögen.

1) Die Beobachtungen von Schwink sind in einer polnisch geschriebenen Abhandlung von Nusbaum im Wesentlichen bestätigt (Krakauer Akademie-Berichte, 1894, deutsches Excerpt im Anzeiger der Akad. d. Wiss. Krakau, Juli 1894, auch in Biolog. Centralbl., Bd. 13, 1893).

welches die Kiemenbögen stützt, ist demjenigen der Fische sehr ähnlich (Fig. 276). Auch die Körperform erinnert an die Fische, insbesondere ist der breite Ruderschwanz ein Fischschwanz ursprünglichster Form, ein diphycerker Schwanz (bei welchem die Schwanzspitze gerade verläuft und die Flossensäume oben und unten gleichmäßig entwickelt sind). Da die Amphibien, wie schon früher gesagt wurde (p. 153 und 234), von Fischen abstammen, welche den Dipnoern und den Ganoiden nahestanden, so darf die Fischähnlichkeit der Larven unbedenklich im palingenetischen Sinne aufgefaßt werden.

Bei den urodelen Amphibien giebt es einige Arten, welche zeitlebens die Kiemenatmung beibehalten und teils äußere Kiemen besitzen (Phanerobranchia, Perennibranchia, z. B. Proteus), teils nur innere Kiemen haben (Cryptobranchia, Derotrema, z. B. Menopoma).

Die durch Lungen atmenden Urodelen haben Larven, welche durch Kiemen atmen und den eben genannten phanerobranchen Formen sehr ähnlich sind (Taf. I, Fig. 10); sie besitzen große äußere Kiemen, und diese sind sogar bei denjenigen Arten vorhanden, bei welchen ein Teil der Larvenzeit oder die ganze Larvenperiode in dem mütterlichen Körper im Uterus zugebracht wird (z. B. Salamandra maculosa, Salamandra atra, vergl. p. 239). — Da die Kiemenatmung sicherlich phylogenetisch älter ist als die Lungenatmung, wird also von den Larven der lungenatmenden Urodelen die phylogenetisch ältere Stufe wiederholt (entsprechend dem biogenetischen Grundgesetz (p. 42).

Von den Anuren gilt dasselbe; betrachtet man die Larven des Frosches im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes, so läßt sich der Gang der Stammentwickelung ebenfalls deutlich erkennen. Die Froschlarven (Kaulquappen) gleichen kleinen Fischen und atmen durch Kiemen. An den Kiemenbögen der Froschlarve wachsen große äußere Kiemen hervor (Fig. 277); die Larve steht nun auf der Stufe derjenigen urodelen Amphibien, welche zeitlebens im Wasser leben und zeitlebens mittels äußerer Kiemen atmen (Phanerobranchia oder Perennibranchia, z. B. Proteus, Siren). Freilich sind zu dieser Zeit noch keine Extremitäten vorhanden, aber diese werden nun als kleine Höcker angelegt (s. p. 301). Bei älteren Larven verschwinden die äußeren Kiemen, und die Kiemenbögen werden bedeckt von einer Haut, welche wie der Kiemendeckel der Fische von dem Hyoidbogen ausgeht; nun befindet sich die Froschlarve auf der Stufe derjenigen Amphibien, welche zeitlebens innere Kiemen haben, und bei welchen jederseits ein Kiemenloch zum Austritt des Atemwassers besteht (Cryptobranchia oder Derotrema, z. B. Menopoma).

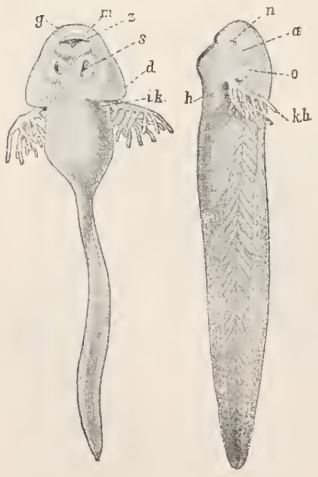


Fig. 277. Kaulquappen von Rana temporaria, von unten und von der Seite gesehen. *m* Mund, *g* Oberkiefer, *z* Unterkiefer, *s* Saugnäpfe, *kb* äußere Kiemen, *ik* Gegend der inneren Kiemen, *n* Nasengrube, *a* Auge, *o* Ohrbläschen. *h* Herzgegend, *d* Kiemendeckel. (Aus R. Hertwig, Lehrb. d. Zool.)

Wenn dann die Froschlarve der Verwandlung in den Frosch sich nähert, beginnt die Aufnahme von Luft in die Lungen; es besteht also zeitweilig eine Doppelatmung durch Kiemen und durch Lungen, erinnernd an die Doppelatmung der Lurchfische (Dipnoer). Zu dieser Zeit sind die Hinterbeine schon zu beträchtlicher Größe herangewachsen, die vorderen sind noch klein, aber treten nun unter der Kiemenhaut hervor. Schließlich schwinden die Kiemen und wird der Uebergang vom Wasserleben zum Landleben vollzogen; so wird die Stufe der lungenatmenden Amphibien erreicht, zunächst diejenige der geschwänzten Amphibien (Urodela caducibranchia), dann endlich mit dem Verlust des Schwanzes diejenige der Froschlurche (Anura. Ecaudata).

Wie schon oben erwähnt wurde (p. 234), haben auch die fossilen Stegocephalen im Wasser lebende Larven gehabt; diese besaßen ein Kiemenskelet mit 4 Kiemenbögen, welches demjenigen der Salamanderlarven sehr ähnlich war [1]).

Wir wollen nun die Larven des Frosches, die Kaulquappen (Gyrini), etwas genauer betrachten. Die ausschlüpfenden Larven sind schon oben beschrieben worden (p. 286). Sie besitzen einen dicken Kopf, an welchem vorn die Mundbucht, unten die Sauggruben und seitlich die Kiemenspalten zu sehen sind (Fig. 266 u. 268). Weder der Mund noch die Kiemenspalten sind zu dieser Zeit schon geöffnet. Auf den Kiemenbögen beginnen die äußeren Kiemen hervorzuwachsen. Die Larve heftet sich mit den Sauggruben an der Außenseite des Laichklumpens oder an einem anderen Gegenstande an. Der Rumpf der Larve ist länglich, und man erkennt am vorderen Teile desselben die Vorniere und darunter die Pericardialhöhle (Fig. 266); der ventrale Teil des Rumpfes erscheint aufgetrieben, da die ventrale Wand des Mitteldarmes von der Masse der großen Dotterzellen gebildet ist. Der Schwanz steht eine kurze Strecke weit hervor. Im Rumpf und Schwanz sind zahlreiche Ursegmente vorhanden, an welchen die Musculatur so weit entwickelt ist, daß der Körper schlagende Bewegungen nach den Seiten ausführen kann. — Die ausschlüpfende Larve besitzt Flimmerzellen im Ektoderm, nicht allein auf den äußeren Kiemen, sondern auch auf dem ganzen Körper; durch die Flimmerung wird eine von vorn nach hinten gehende Strömung an der Oberfläche des Körpers hervorgebracht, an der Ventralseite, an der Dorsalseite und am stärksten an der Lateralseite auf der Höhe der äußeren Kiemen [2]).

1) „Besonders innig gestaltet sich der Anschluß der Stegocephalen an die Amphibien durch die übereinstimmende Embryonalentwickelung, die namentlich durch die schönen Beobachtungen von H. Credner bei Branchiosaurus amblystomus (aus dem mittelpermischen Kalk von Niederhäßlich bei Dresden) bekannt geworden ist. Von den kleinsten, 28—30 mm langen Larven bis zu den ausgewachsenen Individuen von 100—120 mm Länge sind alle Uebergänge verfolgt worden; es hat sich gezeigt, daß die Larven durch Kiemen atmeten." „In ihrer Lebensweise waren alle Stegocephalen in der Jugend ausschließlich Bewohner des Wassers, und zwar des süßen Wassers; wir wissen, daß die Larven, z. B. der Branchiosauren, zu Tausenden die Wassertümpel bewohnten. Die ausgewachsenen Tiere werden dagegen in demselben Gestein nur selten gefunden; offenbar belebten sie größtenteils das benachbarte Uferland und kamen nur zeitweilig in ihr altes Element zurück." (M. Neumayr, Erdgeschichte, 2. Aufl., Bd. 2, 1895, p. 134.)

2) Nicht alle Zellen des Ektoderms tragen Cilien, sondern nur ein Teil der-

Wenn die Larve 9—10 mm lang geworden ist, bricht der Mund durch. — Am Munde entwickelt sich eine vorstehende Oberlippe, welche Reihen feiner Zähnchen trägt, und eine ebenfalls mit Zähnchen-

Fig. 278.

Fig. 279.

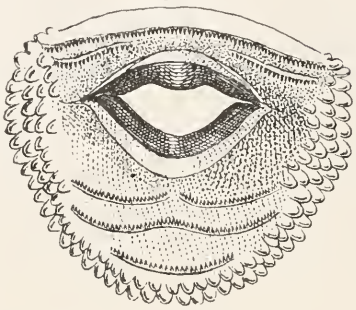


Fig. 278. Hornschnabel und Lippen der Larve der Erdkröte Bufo vulgaris Laur. (Nach Boulenger.) Auf den Lippen sieht man die Reihen der Zähnchen.

Fig. 279. Hornschnabel und Lippen der Larve des Wasserfrosches Rana esculenta L. (Nach Boulenger.) Auf den Lippen sieht man die Reihen der Zähnchen, am Rande der Unterlippe die Papillen.

reihen besetzte Unterlippe[1]). Der Mundrand wird von einem Hornschnabel gebildet, nämlich von verhorntem Epithel, welches die Kiefer überkleidet und dessen scharfer Rand von einer Reihe von Zähnchen gebildet wird (Fr. E. Schulze, 1888). — Bei der Verwandlung in den Frosch verschwinden die Lippen, und wird der Hornschnabel bei einer Häutung abgestoßen.

Unter dem Mund sind die beiden Sauggruben zu sehen (Fig. 267); bei ausschlüpfenden Larven sind die beiden Sauggruben zu einem Hufeisen verbunden (p. 286), später getrennt[2]). Die Sauggruben sind vom Ektoderm gebildet unter drüsiger Umwandlung der Zellen; die Anheftung der Larven erfolgt durch Ankleben vermittels des von den Drüsenzellen erzeugten Schleimes.

Die Kiemenhaut wächst über die Kiemenbögen hinüber, und die äußeren Kiemen werden rückgebildet. Als äußere Oeffnung für beide Kiemenhöhlen bleibt ein unpaares Atemloch (Spiraculum) bestehen. Dieses liegt lateral (Fig. 280) oder median ventral (s. die Tabelle p. 304).

---

selben. Ich verweise auf die Arbeiten von Assheton (1896) und Sigmund Mayer (1897).

1) Die Zähnchen sind nur Producte des Epithels; jedes Zähnchen wird von einer Reihe über einander liegender Epithelzeilen gebildet, in welcher die obersten Zellen verhornt sind. Die mit den Zähnchen besetzten Lippen können wie eine Feile wirken und dienen zum Abkratzen von Algen etc. Die Zahl und der Verlauf der Zähnchenreihen ist bei den Larven der Anuren verschieden und bildet ein Merkmal für die Bestimmung der Art (Fig. 278 u. 279). Ich verweise auf die Publicationen von Fr. E. Schulze (1888), Héron-Royer et Van Bambeke (1881 und 1889), Boulenger (1891).

2) Da die Sauggruben der Frösche hinter dem Mund liegen, können sie weder dem Saugmund der Cyclostomen noch der Saugscheibe der Ganoidenlarven entsprechen. Hinsichtlich der Form der Sauggruben bei verschiedenen Batrachiern verweise ich auf die Arbeit von Thiele (1887).

Nach Beendigung der Kiemenatmung wird das Kiemenskelet rückgebildet; aus dem Rest desselben geht das Zungenbein hervor[1]).

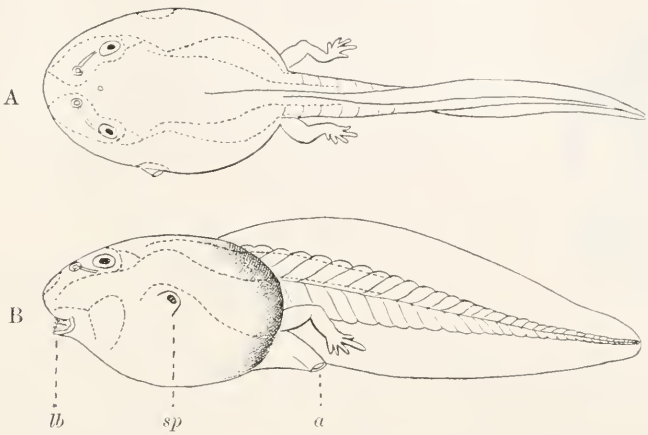


Fig. 280 A u. B. Larve von Pelodytes punctatus Daud, einer in Frankreich vorkommenden Kröte. (Nach Boulenger.) A Ansicht von oben, B Ansicht von der linken Seite. Natürl. Größe etwa 6 cm. *lb* Unterlippe, *sp* Spiraculum, *a* Anus. Man sieht auch die Reihen der Hautsinnesorgane.

Die Lungen und der Larynx entwickeln sich allmählich während des Larvenlebens (p. 288).

Der Darm schimmert bei den Larven durch die Haut des Bauches hindurch. In den ersten Tagen des Larvenlebens wächst er beträchtlich und bildet einen langen Schlauch, welcher in einer Spirale aufgerollt ist. Zur Zeit der Verwandlung tritt eine Verkürzung des Darmes ein, wie schon früher gesagt wurde (p. 289).

In der Haut der Larven liegen Hautsinnesorgane, welche mehrere Längsreihen bilden (Fig. 280). Beim Uebergang vom Wasserleben zum Landleben verschwinden die Hautsinnesorgane[2]).

Der Schwanz der Larve ist ein langer, amphicerker Ruderschwanz mit breiten, durchscheinenden Flossensäumen, in welchen Pigmentzellen, Bindegewebszellen und kleine Gefäße zu erkennen sind. Die Muskelsegmente des Schwanzes zeigen dieselbe Knickung wie diejenigen der Fische, indem jedes Segment einen Winkel bildet, dessen Spitze nach vorn steht (Fig. 280). — Am Ende der Larvenperiode wird der Schwanz rückgebildet. Die Muskeln zerfallen und werden von dem Blutstrom aufgelöst. Die Leukocyten sind dabei nur wenig beteiligt (Looss 1889). Der Zerfall der Muskeln beginnt an der Spitze, so daß der Schwanz immer kürzer wird.

Die Entwickelung der Extremitäten fällt in die Larvenzeit. Die Hinterbeine wachsen sichtbar hervor (Fig. 280), die Vorderbeine bleiben bis gegen das Ende der Larvenzeit unter der Kiemendeckelhaut verborgen.

Die Extremitäten bilden anfangs kleine hügelförmige oder knopfförmige Hervorragungen, auf welchen das Ektoderm ein etwas erhöhtes

1) Die Entstehung des Zungenbeins aus dem Kiemenskelet ist am genauesten von Gaupp (1893) beschrieben worden.

2) Auch die Larven der urodelen Amphibien besitzen mehrere Reihen von Hautsinnesorganen. Ich verweise auf die Untersuchung von Malbranc (1875).

Cylinderepithel darstellt, und welche von einer Mesenchymmasse erfüllt sind, die von dem äußeren Blatt der Seitenplatten abstammt[1]).

Die vordere Extremität entsteht schon bei 7 mm langen Froschlarven in Form einer compacten, warzenartig prominirender Mesenchymanhäufung an der seitlichen Rumpfwand, und zwar fast ganz im Bereich des Kopfes, ventral am Ganglion Nervi vagi, zwischen ihm und dem vordersten Bezirk der Vorniere. Diese warzenartige Prominenz (Fig. 270) liegt anfangs frei, wird aber bald von der Kiemenhaut derart überwachsen, daß sie von nun an in den hintersten blindsackartigen Abschnitt des Branchialraumes hereinragt (Wiedersheim). — Die vordere Extremität wächst langsam und ist fast während der ganzen Larvenzeit bis kurz vor der Metamorphose von der Kiemenhaut verdeckt.

Die Anlage der hinteren Extremität erscheint als eine knopfartige Vorragung, welche von Mesenchymzellen erfüllt ist. Die Zellanhäufung erstreckt sich wie bei Urodelen über zwei Spinalsegmente (es handelt sich um das 10.—12. Spinalganglion) hinweg und schließt erst später unterhalb des Cöloms von beiden Seiten gürtelartig zusammen. Sehr frühe wuchert Muskelgewebe ein, welches sich von einem im dorsalen Bereich der Schwanzwurzel liegenden Myotom abzweigt (Wiedersheim). — Die Hinterbeine wachsen in den letzten Wochen der Larvenzeit zu beträchtlicher Größe heran (Fig. 280).

Was die Skelettanlagen betrifft, entsteht jede Hälfte des Schultergürtels aus einer einheitlichen Knorpelspange; secundär erfolgt dann die Differentiation der einzelnen Knochen des Schultergürtels und ihre ventrale Verbindung. Ebenso verhält sich der Beckengürtel, welcher auch aus zwei seitlichen Hälften zusammenwächst. Von den Knochen der Extremitäten werden zuerst der Humerus und der Femur knorpelig angelegt, dann erscheinen der Reihe nach die knorpeligen Anlagen der distalwärts folgenden Extremitätenknochen.

Die Beine der Froschlarven besitzen eine bemerkenswerte Regenerationsfähigkeit; wenn sie während ihrer Entwickelung abgeschnitten werden, wachsen sie von Neuem aus[2]).

Die Larven der außereuropäischen Anuren sind nur bei wenigen Arten bekannt. Ich beschränke mich auf die Beschreibung der Larven von drei Arten, nämlich von Pipa dorsigera, von Xenopus boiei (= Dactylethra capensis) und von Pseudis paradoxa.

Die Larve der Pipa (Pipa dorsigera Schneid. = P. americana Laur.) kann als Repräsentant derjenigen Arten gelten, bei welchen die Larven durch besondere Einrichtungen der Brutpflege geschützt sind und nicht frei im Wasser leben (vergl. p. 235 u. f.); gewöhnlich sind

1) Beiläufig können die Beobachtungen von H. H. Field (1894) erwähnt werden, welche sich auf die vordere Extremität von Amblystoma punctatum beziehen. Die erste Anlage der Extremität ist ein aus der Somatopleura entstehender Zellenwulst. Mit diesem fließen die ventralen Fortsätze von einigen (etwa 3) Ursegmenten zusammen. — Dagegen berichtet Byrnes (1898) nach Beobachtungen an Urodelen und Anuren, daß die Anlagen der Extremitäten lediglich von der Somatopleura abstammen, und daß keine Fortsätze der Ursegmente (Muskelknospen) dabei beteiligt sind.

2) Bei den urodelen Amphibien ist die Regenerationsfähigkeit größer. Ich kann hier auf die Experimente über Regeneration nicht genauer eingehen. Nach dem Thema dieses Buches ist es auch nicht notwendig, daß ich über die Experimente berichte, welche die Verwachsung zweier Larven, das Anwachsenlassen der Teile anderer Larven u. s. w. betreffen. Ich verweise nur auf die im Litteraturverzeichnis erwähnten Schriften von Barfurth, Born, Fraisse, Goette und T. H. Morgan.

in solchem Falle die Eier von besonderer Größe, und ist daher zur Zeit, wenn die Larve sich entwickelt, noch ein großer Dottersack vorhanden [1]). Die Larven sind daher denjenigen der Ganoiden und Teleosteer ähnlich, welche zur Zeit des Ausschlüpfens noch einen großen Dottersack besitzen [2]).

Die Larve der Pipa entwickelt sich, wie schon früher gesagt wurde (p. 235), in einer Bruttasche auf dem Rücken des Weibchens. Zur Zeit, wenn schon alle 4 Beine entwickelt sind,

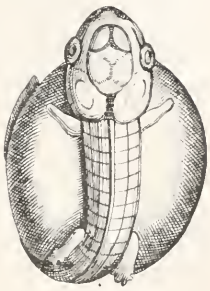


Fig. 281. Larve von Pipa dorsigera SCHNEID. (Nach W. K. PARKER, 1876.) Vergr. 5mal.

ruht die Larve noch auf einem großen Dottersack (Fig. 281). Der lange Schwanz der Larve ist um die Dotterkugel herumgeschlagen.

Sehr merkwürdige Larven besitzt der Spornfrosch (Xenopus boiei WAGL. = Dactylethra capensis CUV.). Ich hebe aus der Beschreibung von W. K. PARKER (1876) folgende Eigentümlichkeiten dieser Larven hervor [3]). Der Mund liegt nicht auf der Unterseite des

Fig. 282. Larve von Dactylethra capensis CUV. (Nach W. K. PARKER.)

Kopfes, sondern vorn; er ist breit wie bei Siluroiden oder Lophius; er besitzt eine herabhängende Unterlippe und an jeder Seite der Oberlippe einen auffallend langen Tentakel oder Bartfaden. Ein Hornschnabel ist nicht vorhanden. Saugnäpfe unter dem Mund fehlen. Es findet sich nicht nur links, sondern auch rechts eine Kiemenöffnung. Der Schwanz ist lang und im Vergleich zu den Kaulquappen unserer Frösche dünn und schmal; er endet mit einem langen Faden. Die Vorderbeine sind nicht unter der Kiemendeckelhaut verborgen, sondern wachsen frei hervor; sie sind stets bedeutend kleiner als die Hinterbeine.

---

1) Unter den einheimischen Anuren trifft dies bei der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) zu, welche, wie früher gesagt (p. 237), eine eigentümliche Brutpflege ausübt und bei welcher eine große Dottermenge vorhanden ist, so daß der Embryo in ähnlicher Weise wie bei Pipa (Fig. 281) oben auf dem Dottersack entsteht (VOGT 1842).

2) Wie unter den Anuren findet man auch unter den Urodelen bei denjenigen Arten, welche Brutpflege besitzen, besonders große Eier. So z. B. bei Salamandra maculosa (vergl. p. 239 u. 248). Daher zeigen die jungen Larven, welche im Uterus des Weibchens gefunden werden, einen großen Dottersack, welcher sich allmählich verkleinert (Taf. I, Fig. 9 u. 10).

3) Ich verweise auf Fig. 282 und außerdem auf die Abbildung in BREHM's Tierleben, 3. Aufl., Bd. 7, p. 735. Vergl. auch die Schrift von BEDDARD 1894.

Schließlich erwähne ich noch die Larve des in Surinam vorkommenden Trugfrosches, Pseudis paradoxa Wagl. Sie ist die größte unter allen Anuren-Larven, indem sie eine Länge von über 18 cm erreicht, wovon 10 cm auf den Schwanz kommen. Die Larve ist in der Körperform einer Pelobates-Larve ähnlich. Die hinteren Extremitäten wachsen fast zu der vollen Größe heran, während die vorderen Extremitäten noch unter der Kiemenhaut verborgen sind.

Bestimmungstabelle.

Die in Deutschland vorkommenden Batrachierlarven können nach folgender Tabelle bestimmt werden, welche ein Auszug der von Boulenger (1891) für die europäischen Batrachierlarven aufgestellten Tabelle ist:

I. Spiraculum auf der Bauchseite, median. Anus median. Schwanz abgerundet oder stumpf endigend.

1) Spiraculum näher am hinteren als am vorderen Ende des Leibes, Schwanz höchstens $1^1/_2$ mal so lang als der Leib. Netzwerk feiner schwarzer Linien in den Säumen der Schwanzflosse.

Bombinator, Unke (2 Arten).

2) Spiraculum näher dem vorderen als dem hinteren Ende des Leibes. Schwanz mindestens $1^1/_2$ mal so lang als der Leib.

Alytes obstetricans, Geburtshelferkröte.

II. Spiraculum auf der linken Seite des Körpers

1) Anus median.

a) Spiraculum direct nach hinten gerichtet, Ende der Schwanzflosse abgerundet, Ober- und Unterlippe mit gezähntem Rande (Fig. 278).

Bufo, Kröte (3 Arten).

b) Spiraculum aufwärts und rückwärts gerichtet, Rand der Unterlippe mit Papillen besetzt, Schwanz zugespitzt. Hornschnabel schwarz.

Pelobates fuscus, Knoblauchkröte.

2) Anus nach rechts gewendet. Spiraculum nach rückwärs und aufwärts gerichtet. Rand der Unterlippe mit Papillen (Fig. 279).

a) After ganz nahe am unteren Rande des Schwanzes. Dorsaler Flossensaum nicht weiter nach vorn gehend als bis zu der Querebene des Spiraculums. Augen auf der Oberseite des Körpers.

Rana, Frosch (4 Arten).

b) After über dem unteren Rande des Schwanzes gelegen. Dorsaler Flossensaum auf dem Rücken sich weit nach vorn erstreckend, meist bis zwischen die Augen. Augen seitlich am Kopfe.

Hyla arborea, Laubfrosch.

Auch die Größe giebt einen Anhalt zur Bestimmung; als größte Länge erreichen die Larven von:

Pelobates fuscus 175 mm,	Rana agilis 59 mm,
Pelobates cultripes 120 mm,	Bombinator igneus 50 mm,
Rana esculenta 111 mm,	Hyla arborea 49 mm,
Alytes obstetricans 90 mm,	Rana temporaria 46 mm.

Die Larven der übrigen einheimischen Arten bleiben unter dieser Größe.

Litteratur über die Entwickelung der Amphibien.

Adler, W., *Die Entwickelung der äußeren Körperform und des Mesoderms bei Bufo vulgaris. Internat. Monatsschr. für Anat. u. Phys., Bd. 18, 1901.*

Assheton, R., *On the Phaenomena of the Fusion of Epiblastic Layers in the Rabbit and in the Frog. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol 37, 1894.*

— *On the Growth in Length of the Frog Embryo. Ebenda.*

— *Notes on the Ciliation of the Ectoderm of the Amphibian Embryo. Ebendas., Vol. 38, 1896.*

Baer, K. E. von, *Die Metamorphose des Eies der Batrachier. Müller's Archiv für Anat. u. Phys., 1834.*

Bambeke, Van, *Recherches sur le développement du Pélobate brun. Mém. cour. etc. de l'Acad. R. de Belgique, T. 34, 1868.*

— *Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Bull. de l'Acad. R. de Belgique, 1875.*

— *Formation des feuillets embryonaires et de la notocorde chez les Urodèles. Bull. de l'Acad. R. de Belgique„ 2. Sér. T. 50, 1880.*

— *Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Arch. de Biol., Vol. 1, 1880.*

— *Fractionnement de l'oeuf des Batraciens. Ebenda.*

— *Le sillon médian ou raphé gastrulaire du Triton alpestre. Arch. de Biol., T. 13, 1895.*

Barfurth, D., *Halbbildung oder Ganzbildung von halber Größe. Anat. Anz., Bd. 8, 1893.*

— *Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. Archir für mikr. Anat., Bd. 29.*

— *Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte, Bd. 3, 1893.*

— *Ueber organbildende Keimbezirke des Amphibieneies. Ebenda, 1895.*

— *Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. 1, 1894.*

— *Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile (Polydaetylie) bei den Amphibien. Ebenda Bd. 1, 1894.*

Beddard, F. E., *Notes upon the Tadpole of Xenopus laevis (Daetylethra capensis). Proc. Zool. Soc., London 1894.*

Bellonci, *Blastoporo e linea primitiva dei Vertebrati. Atti della R. Accad. dei Lincei, Ser. 3, Mem. Sc. fis., Vol. 19, 1884.*

Benecke, B., *Ueber die Entwickelung des Erdsalamanders. Zool. Anz., Bd. 3, 1880.*

Bergfeldt, Alfred, *Chordascheiden und Hypochorda bei Alytes obstetricans. Med. Diss. Marburg; Anat. Hefte, Bd. 7, 1896.*

Bernard *und* ***Bratuschek,*** *Der Nutzen der Schleimhüllen für die Froscheier. Biol. Centralbl., Bd. 11, 1891.*

Bertacchini, P., *Morfogenesi e Teratogenesi negli Anfibi anuri. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Phys., Bd. 16, 1899, u. Bd. 17, 1900.*

Blochmann, F., *Eine einfache Methode zur Entfernung der Gallerte und Eischale bei Froscheiern. Zool. Anz., No. 307, 1889. (Entfernung der Gallerte durch Eau de Javelle.)*

Boas, E. V., *Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrbuch, Bd. 7, 1882.*

Born, G., *Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschr., No. 3, 1881.*

— *Ueber Doppelbildungen beim Frosch und deren Entstehung. Ebendas. No. 14, 1882.*

— *Biologische Untersuchungen, I. Ueber den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Pflüger's Archiv, Bd. 32, 1883.*

— *Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten. Ebenda, 1883.*

— *Ueber die inneren Vorgänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Breslauer ärztl. Zeitschr., No. 16, 1884.*

— *Ueber den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Verhandl. der Med. Section der Schles. Ges. für vaterl. Cultur, 4. April 1884.*

— *Biologische Untersuchungen über den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. für mikr. Anat., Bd. 24, 1885.*

— *Weitere Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren. Archiv für mikr. Anat., Bd. 27, 1886.*

— *Ueber die Furchung des Eies bei Doppelbildung. Breslauer ärztl. Zeitschr., No. 15, 1887.*

— *Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taeniatus. Anat. Anz., Bd. 7, 1892, p. 772—781 und 803—811.*

— *Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz., Bd. 8, 1893.*

— *Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Jahresber. der Schles. Ges. für vaterl. Cultur, Med. Section, 8. Juni 1894.*

Born, G., *Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Archiv für mikr. Anat., Bd. 43, 1894.*
— *Neue Compressionsversuche an Froscheiern. Jahresber. der Schles. Ges. für vaterl. Cultur., Zool. bot. Section, 10. Mai 1894.*
Boulenger, G. A. A., *Synopsis of the Tadpoles of the European Batrachians. Proceedings of the Zool. Soc. London, 1891, p. 593—627.*
Brachet, A., *Sur le développement de la cavité hépato-entérique chez les Amphibiens. Anat. Anz., Bd. 11, 1896, p. 641—650.*
— *Recherches sur le développement de la cavité hépato-entérique de l'Axolotl et de l'arrière cavité du péritoine chez les Mammifères. Arch. de Biol., T. 13, 1895.*
— *Recherches sur le développement du coeur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles. Arch. d'Anat. micr., T. 2.*
Brandes, G., und Schoenichen, W., *Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. Abhandl. d. Naturf. Ges. in Halle, Bd. 22, 1901, 3 Taf.*
Brauer, Aug., *Ein neuer Fall von Brutpflege bei Fröschen. Zool. Jahrb., Syst. Abt., Bd. 12, 1898.*
Braus, H., *Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 29, 1895.*
— *Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies. Ebenda, 1895.*
— *Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula. Anat. Anz., Bd 20, 1901, No. 8 u. 9.*
Buchs, G., *Ueber den Ursprung des Kopfskelets bei Necturus. Morphol. Jahrbuch, Bd. 29, 1902.*
Budgett, J. S., *Notes on the Batrachians of the Paraguagan Chaco, with Observations upon their Breeding Habits and development (especially Phyllomedusa hypochondrialis). Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 42, 1899.*
Byrnes, F. Esther, *On the Regeneration of Limbs in Frogs. Anat. Anz., Bd. 15, 1898.*
— *Experimental Studies on the Development of Limb-Muscles in Amphibia. Journ. of Morph., Vol. 14, 1898.*
Carnoy, J. B., et Lebrun, H., *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. Premier Mém. Salamandre et Pleurodèle. La Cellule, T. 12, 1897. Second Mém. Axolotl et Tritons. La Cellule, T. 14, 1898. Troisième Mém. Les globules polaires des Urodèles. La Cellule, T. 16, 1899.*
Chaurin, Marie von, *Ueber die Verwandlung der mexikanischen Axolotl in Amblystoma, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 27, 1876.*
— *Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Ebendas Bd. 29.*
Choronshitzky, Boris, *Die Entstehung der Milz, Leber, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte, Hft. 42 u. 43, Wiesbaden 1900.*
Clarke, S. F., *Development of Amblystoma punctatum. Part I. External Studies from the Biolog. Laboratory of the Johns Hopkins University, No. 2, 1880.*
Clemens, P., *Die äußeren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Bd. 5, 1894.*
Corning, H. K., *Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb., Bd. 27, 1899, p. 173—241.*
Cucati, G., *Spermatogenesi nella Rana esculenta, Anat. Anz., Bd. 5, 1890.*
Durham, *Note on the Presence of a Neurenteric Canal in Rana. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 26, 1886.*
Ebner, V. von, *Die äußere Furchung des Tritoneies. Festschrift für Rollet, Jena 1893.*
Ecker, A., *Icones physiologicae, 1859.*
Emery, Carlo, *Studi sulla morfologia dei membri degli Anfibi. Ricerche Lab. Anat. Roma, Vol. 4, 1894.*
Endres, H., *Ueber Anstichversuche an Froscheiern. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur, Breslau, Nov. 1894.*
— *Anstichversuche an Eiern von Rana, II. Teil. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd. 2, 1896.*
— *Ueber Anstich- und Schnürversuche an Eiern von Triton taeniatus. Jahresber. der Schles. Ges. f. vaterl. Cultur, Breslau, 1895.*
— *und* **Walter, E. H.,** *Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. Archiv für Entwickelungsmech., Bd. 2, 1895, p. 38—51.*
Erlanger, R. von, *Ueber den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 4, 1890.*
— *Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien. Anat. Anz., Bd. 6, 1891.*
Eycleshymer, A. C., *Paraphysis und Epiphysis in Amblystoma. Anat. Anz., Bd. 7, 1892.*
— *The Development of the Optic Vesicles in Amphibia. Journ. of Morph., Vol. 8, 1893.*
— *The early Development of Amblystoma. Journ. of Morph., Vol. 10, 1895, p. 343—408.*
— *The Location of the Basis of the Amphibian Embryo. Ebenda Vol. 14, 1898.*
Fick, R., *Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 56, 1893.*
— *Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verh. d. Anat. Ges., 1899, p. 68—73.*

Field, H. H., *The Development of the Pronephros and Segmental Duct in Amphibia. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harvard Coll., Vol. 21, 1891.*
— *Ueber die Gefäßversorgung und die Morphologie des Glomus. Anat. Anz., Bd. 8, 1893.*
— *Die Vornierenkapsel, ventrale Musculatur und Extremitätenanlagen bei den Amphibien. Anat. Anz., Bd. 9, 1894, p. 713—724.*
— *Zur Morphologie der Harnblase bei den Amphibien. Morph. Arbeiten, Bd. 4, p. 30—52.*
— *Bemerkungen über die Entwickelung der Wirbelsäule bei den Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 22, 1895.*
Fischel, A., *Ueber die Regeneration der Linse. Anat. Anz., Bd. 14, 1898.*
— *Ueber die Regeneration der Linse. Anat. Hefte, Hft. 44, Wiesbaden 1900.*
Fraisse, P., *Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, Cassel und Berlin 1885.*
Friedmann, Franz, *Rudimentäre Eier im Hoden von Rana esc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52, 1898, p. 248—262.*
Funk, A. F., *De Salamandrae terrestris vita, evolutione, formatione tractatus, Berolini 1827.*
Fürbringer, M., *Zur Entwickelung der Amphibienniere. Dissertation, 1877.*
— *Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb., Bd. 4, 1878.*
Gasco, *Intorno alla storia dello sviluppo del Tritone alpestre, Genova 1880.*
Gasser, E., *Zur Entwickelung von Alytes obstetricans. Sitzungsber. d. Naturf. Ges. Marburg, No. 5, 1882.*
Gaupp, Ernst, *Primordialcranium und Kieferbogen von Rana fusca. Morph. Arbeiten, Bd. 2, 1893.*
— *Beiträge zur Morphologie des Schädels; Das Hyobrachialskelet der Anuren und seine Umwandlung. Ebenda Bd. 3, 1893.*
— *Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsg., Bd. 8, 1899.*
Gebhardt, W., *Ueber die Bastardirung von Rana esculenta mit Rana arvalis. Med. Dissertation, Breslau 1894.*
Giles, A. E., *Development of the fat bodies in Rana temporaria; a Contribution to the history of the pronephros. Quart. Journ. of Micr. Science, 1889.*
Godlewsky, E. jun., *Ueber die Einwirkung des Sauerstoffs auf die Entwickelung von Rana temporaria. Bull. internat. de l'Acad. des sciences de Cracovie, Juli 1900.*
— *Die Einwirkung des Sauerstoffes auf die Entwickelung von Rana temporaria und Versuch der quantitativen Bestimmung des Gaswechsels. Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. 11, 1901, p. 585—616.*
Goette, A., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Archiv für mikr. Anat., Bd. 15, 1878.*
— *Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus), Leipzig 1875.*
— *Ueber die Entwickelung und Regeneration des Gliedmaßenskelets der Molche, Leipzig 1879.*
— *Entwickelungsgeschichte des Flußneunauges (Petromyzon fluviatilis). Abhandl. zur Entwicklg. d. Tiere, Heft 5, 1890.*
Griesheim, A. von, *Künstliche Befruchtung der Eier von Rana fusca. Dissertation 1882.*
Grönroos, H., *Ueber die Eifurchung bei den Tritonen, Helsingfors 1890. (60 S., 2 Tafeln.)*
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Erdsalamanders (Salamandra maculosa Laur.). Anat. Hefte, Bd. 6, 1895.*
— *Die Gastrula und die primitive Darmhöhle des Erdsalamanders. Anat. Anz., Bd. 14, 1898, p. 456—463.*
Gurwitsch, A., *Ueber die Einwirkung des Lithionchlorids auf die Entwickelung der Frosch- und Kröteneier (R. fusca und Bufo vulg.). Anat. Anz., Bd. 11, 1895.*
— *Ueber die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwickelung. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. 3, 1896, p. 220—260.*
Harrison, R. G., *The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva. Archiv für Entwickelungsmech., Bd. 7, 1898.*
Hasse, C., *Die Entwickelung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53, Suppl., 1892.*
Hay, O. P., *Oservations on Amphiuma and its young. Amer. Naturalist 1888.*
Herlitzka, A., *Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di tritone (Triton cristatus). Archiv für Entwickelungsmech., Bd. 2, Heft 3, 1895 und Bd. 4, 1897.*
Héron-Royer, *Rana fusca et Rana agilis et des principaux caractères qui les différencient de la période embryonnaire et branchiale. (Avec Planche 21.) Bull. Soc. Zool. de France, T. 11, 1886.*

Héron-Royer, *Sur la reproduction de l'albinisme sur voie héréditaire chez l'alyte accoucheur et sur l'accouplement des Batraciens. Ebenda, 1886.*

— *et* ***van Bambeke, Ch.,*** *Le vestibule de la bouche chez les têtards des Batraciens anoures d'Europe, sa structure, ses caractères chez les diverses espèces. Arch. de Biol., T. 9, Liège 1889, p. 185—309.*

— *et — Sur les caractères fournis par la bouche des têtards des Batraciens anoures d'Europe. Bull. Soc. Zool. de France, T. 4, 1881.*

Hertwig, Oscar, *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies, II. Teil. Morph. Jahrb., Bd. 3, 1877.*

— *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 15 u. 16, 1882—83.*

— *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Ebenda, Bd. 18, 1885.*

— *Welchen Einfluſs übt die Schwerkraft auf die Teilungen der Zellen? Ebenda, 1885.*

— *Ueber das Vorkommen spindeliger Körper im Dotter junger Froscheier. Morph. Jahrb., Bd. 10, 1885.*

— *Urmund und Spina bifida. Archiv für mikr. Anat., Bd. 39, 1892, p. 353—503.*

— *Experimentelle Untersuchungen über die ersten Teilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryos. Sitzungsber. d. K. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1893.*

— *Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Archiv für mikr. Anat., Bd. 42, 1893.*

— *Ueber den Einfluſs äuſserer Bedingungen auf die Entwickelung des Froscheies. Sitzungsber. d. K. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 17, 1894.*

— *Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwickelungsgeschichte, No. 1. Archiv für mikr. Anat., Bd. 44, 1895, p. 285—344.*

— *Ueber den Einfluſs verschiedener Temperaturen auf die Entwickelung der Froscheier. Sitzungsber. d. Berl. Akad., phys.-math. Kl., 1896.*

— *Experimentelle Erzeugungen tierischer Miſsbildungen. Festschrift für Kupffer, Jena 1896, p. 87—103.*

— *Ueber einige am befruchteten Froschei durch Centrifugalkraft hervorgerufene Mechanomorphosen. Sitzungsber. d. K. Akad. Berlin, phys.-math. Kl., 1897.*

— *Ueber den Einfluſs der Temperatur auf die Entwickelung von Rana fusca und Rana esculenta. Archiv für mikr. Anat., Bd. 51, 1898.*

— *Ueber das Temperaturmaximum bei der Entwickelung der Eier von Rana fusca. Cinquantenaire de la Soc. de Biol., Paris 1899, p. 14—16.*

— *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, 1. Aufl. 1886, 5. Aufl. 1896, 6. Aufl. 1898.*

Hertwig, Oscar u. Richard, *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr., Bd. 15, 1882.*

Higgenbotham, J., *Influence of Physical Agents on the Development of the Tadpole of the Triton and the Frog. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1850.*

— *Influence des agents physiques sur le développement du têtard de la grenouille. Journ. de la Physiol. de l'homme et des animaux, T. 6, 1863.*

Hinckley, Mary H., *Notes on the Development of Rana sylvatica. Proc. Boston Soc. Nat. History, 1882.*

Hochstetter, F., *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphol. Jahrb., Bd. 13, 1887.*

— *Entwickelung des Venensystems der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. 3, 1894.*

Houssay, F., *Études d'embryologie sur les vertébrés. L'Axolotl. Arch. de Zool. expér. et gén., Sér. 2, T. 8, 1890; Sér. 3, T. 1, 1893.*

Johnson, Alice, *On the Fate of the Blastopore and the Presence of a Primitive Streak in the Newt (Triton cristatus). Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 24, 1884.*

— *and* ***Sheldon, L.,*** *Notes on the Development of the Newt. Quart. Journ. Micr. Science, Vol. 26, 1886.*

Jordan, E. O., *The habits and development of the newt (Diemyctylus viridescens). Journ. of Morphol., Vol. 8, Boston 1893, p. 269—366, Taf. XIV—XVIII.*

— *and* ***Eycleshymer, A.,*** *The Cleavage of the Amphibian Ovum. Anat. Anz., Bd. 7, 1892.*

— — *On the Clearage of Amphibian Ova. Journ. of Morph., Vol. 9, 1894.*

Jourdan, P., *Die Entwickelung der vorderen Extremität der anuren Batrachier. Dissertation, Leipzig 1889.*

Isle de V, *Mémoire sur . . . . Alytes obstetricans. Ann. d. Sc. nat. Zool., T. 3, 1876.*

King, Helen Dean, *The Maturation and Fertilisation of the Egg of Bufo lentiginosus. Journ. of Morphol., Vol. 17, 1901, p. 293—337. (Erschien erst während des Druckes.)*

Klaatsch, Hermann, *Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbeltiere. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. 18, 1892, p. 385—450.*

Kopsch, Fr., *Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl- und Frosch-Ei. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft, 1895, p. 181—189.*

— *Ueber das Verhältnis der embryonalen Achsen zu den ersten Furchungsebenen beim Frosch. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 18, 1900.*

Lampert, K., *Zur Genese der Chorda dorsalis beim Axolotl. Philos. Diss., Erlangen 1883.*

Langer, A., *Ueber die Entwickelungsgeschichte des Bulbus cordis bei Amphibien und Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. 21, 1894, p. 40—67.*

Linden, Maria, Gräfin v., *Die ontogenetische Entwickelung der Zeichnung unserer einheimischen Molche. Biolog. Centralbl., Bd. 20, 1900, No. 5 u. 7.*

Levi, G., *Ueber die spontanen und unter dem Einflusse eines Entzündung erregenden Agens im Amphibienei stattfindenden Veränderungen. Archiv für mikr. Anat., Bd. 55, 1899, p. 111—144.*

Looss, A., *Ueber Degenerationserscheinungen im Tierreich, bes. über die Reduction des Froschlarvenschwanzes, Leipzig 1889, mit 4 Taf.*

Lwoff, B., *Die Bildung der primären Keimblätter etc. bei den Wirbeltieren. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, T. 8, 1894.*

Mac Bride, E. W., *The Development of the Oviduct in the Frog. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 33, 1892.*

Malbranc, M., *Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 26, 1875.*

Marshall, A. M., *The Development of the Blood Vessels of the Frog. Stud. Biol. Lab. Owens Coll., Vol. 2, 1890.*

— *Vertebrate Embryology, Text-Book, 1893.*

Massart, J., *Sur la pénétration des spermatozoides dans l'œuf de la grenouille. Bull. de l'Acad. R. de Belgique, T. 18, 1889.*

Mathes, P., *Zur Morphologie der Mesenterialbildungen bei Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. 23, 1895.*

Maurer, F., *Die Kiemen und ihre Gefäße bei Anuren und Urodelen. Morphol. Jahrb., Bd. 14, 1888.*

— *Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Ebenda, Bd. 13, 1888.*

— *Die erste Anlage der Milz und das Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Ebenda, Bd. 17, 1890.*

Mayer, Sigmund, *Zur Lehre vom Flimmerepithel, insbesondere bei Amphibienlarven. Anat. Anz., Bd. 14, 1897.*

Meves, F., *Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra. Archiv für mikr. Anat., Bd. 48, 1896.*

Mollier, S., *Ueber die Entstehung des Vorniercnsystems bei Amphibien. (Mit 2 Tafeln.) Archiv f. Anat. u. Entwickl., 1890.*

Moquin-Tandon, A. A., *Développement des batraciens anoures. Annales des Sc. nat., Sér. 6, T. 3, 1876.*

Morgan, T. H., *On the Amphibian Blastopore. Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Baltimore, Vol. 4, 1890.*

— *The Formation of the Embryo of the Frog. Anat. Anz., Bd. 9, 1894.*

— *Half-Embryos and Whole-Embryos from one of the first two Blastomeres. Ebenda, Bd. 10, 1895.*

— *The Development of the Frog's Egg, an Introduction to Experimental Embryology, New York 1897.*

— *Regeneration of tissue composed of parts of two species. Biolog. Bulletin, Boston U. S. A., Vol. 1, 1899.*

— *and* **Tsuda, Umé,** *The Orientation of the Frog's Egg. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 35, 1893.*

Müller, E., *Ueber die Regeneration der Augenlinse bei Triton. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 47, 1896.*

Newport, G., *Researches on the Impregnation of the Amphibia and on the Early Stages of Development of the Embryo. Philos. Transactions, 1850—1854.*

Nusbaum, J., *Zur Entwickelungsgeschichte der Gefäßendothelien und der Blutkörperchen bei den Anuren. Anzeiger der Akad. der Wiss. in Krakau, Juli 1894; auch in Biol. Centralblatt, Bd. 13, 1893.*

Nussbaum, M., *Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca. Archiv für mikr. Anat., Bd. 46, 1895.*

Oellacher, *Ueber die erste Entwickelung des Herzens etc. bei Bufo cinereus. Archiv für mikr. Anat., Bd. 7.*

Oppel, A., *Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwickelungszeiten bei Wirbeltieren, Jena 1891.*

Orr, H., *Note on the development of Amphibians chiefly concerning the central nervous system with additional observations on the hypophysis, mouth, and the appendages and skeleton of the head. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 29, 1889.*

Parker, W. K., *On the Structure and Development of the Skull in the Batrachia. Philos. Transact., Vol. 166, 1876.*

Perenyi, J. von, *Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda in neuer Beleuchtung. Anat. Anz., Bd. 4, 1889.*

Pflüger, E., *Die Bastardzeugung bei den Batrachiern; Versuche der Befruchtung überreifer Eier; zur Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Pflüger's Archiv, Bd. 29, 1882.*

— *Ueber den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Ebenda, Bd. 31 u. 32, 1883.*

— *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. Ebenda, Bd. 34, 1884.*

— *und* **Smith, W. J.,** *Unters. über die Bastardirung der anuren Batrachier. Pflüger's Archiv, Bd. 32, 1883.*

Plate, L., *Männliche Rhinoderma-Frösche mit Brutsack. Verhandl. der Zool. Gesellsch., 1897.*

Platt, Julia B., *The Development of the Thyroid Gland and of the Suprapericardial Bodies in Necturus. Anat. Anz., Bd. 11, 1896, p. 557—567.*

— *The Development of the Cartilaginous Skull and of the Branchial and Hypoglossal Musculature in Necturus. Morphol. Jahrb., Bd. 25, 1897.*

Ploetz, A. J., *Die Vorgänge im Froschhoden unter dem Einfluß der Jahreszeit. Archiv f. Anat. u. Phys. (Suppl.-Band), 1890.*

Rabl, C., *Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. Morphol. Jahrbuch, Bd. 12, 1886.*

— *Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, 1898.*

— *Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 70, 1901.*

Raffaele, F., *Ricerche intorno allo sviluppo della linea et del nervo laterale negli Anfibii. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 17, 1900.*

Rath, O. vom, *Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1893.*

Rauber, A., *Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. A. Die Furchung am Ei des Frosches. Morphol. Jahrb., Bd. 8, 1883.*

— *Furchung und Achsenbildung der Wirbeltiere. Zool. Anz., Bd. 6, 1883.*

— *Personalteil und Germinalteil des Individuum. Ebenda, Bd. 9, 1886.*

— *Furchung und Achsenbildung. Ebenda 1886.*

Remak, R., *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere, 1850—1858.*

Ritter, W. E., *On the reproductive habits and development of the Californian Land Salamander (Autodax). Science, N. S. Vol. 9, March 1890, p. 34—312.*

— *and* **Miller, Loye,** *A Contribution to the Life History of Autodax lugubris Hallow., a Californian Salamander. With 7 figs. Amer. Naturalist, Vol. 33, Sept. 1899, p. 691—704.*

Robinson, A. *and* **Assheton, R.,** *The Formation and Fate of the primitive Streak, with Observations on the Archenteron and Germinal Layers of Rana temporaria. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 32, 1891.*

Rossi, U., *Contributo alla maturazione delle uova degli Anfibii. Anat. Anz., Bd. 5, 1890.*

Röthig, P., *Ueber die Rückenrinne beim Ei des Triton taeniatus. Anat. Anz., Bd. 19, 1901, No. 22.*

Roux, W., *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo, Leipzig 1883.*

— *Zur Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwickelung. Zeitschr. für Biologie, Bd. 21, 1885.*

— *Ueber die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Breslauer ärztl. Zeitschr., 1884.*

— *Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Ebenda, 1885.*

— *Die Bestimmung der Medianebene des Frosehembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 29, 1887.*

— *Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln sowie über die Nachentwickelung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Archiv, Bd. 114, 1888.*

— *Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. Verhandlungen der Anat. Gesellsch. zu Würzburg, 1888; auch Anat. Anz., Bd. 3, 1888.*

Roux, W., *Zur Frage der Achsenbestimmung des Embryo im Froschei. Biolog. Centralbl., Bd. 8, 1888.*
— *Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft, Festrede, 1889.*
— *Ueber die Entwickelung der Extraovate der Froscheier. Jahresber. der Schles. Ges. f. vaterl. Cultur, 1889.*
— *Ueber die morphologische Polarisation von Eiern und Embryonen durch den elektrischen Strom. Sitzungsber. der K. Akad. Wiss. in Wien, Bd. 101, 1891.*
— *Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik. Merkel-Bonnet's Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. 2, 1892.*
— *Ueber das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. der Anat. Gesellschaft, 1892.*
— *Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen. Anat. Hefte, 1893.*
— *Ueber die Specification der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biolog. Centralbl., Bd. 13, 1893.*
— *Ueber die ersten Teilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Anat. Anz., Bd. 8, 1893.*
— *Ueber die Selbstordnung der Furchungszellen. Berichte des Naturw.-med. Vereins zu Innsbruck, Bd. 21, 1893.*
— *Die Methoden zur Hervorbringung halber Froschembryonen und zum Nachweis der Beziehung der ersten Furchungsebenen des Froscheies zur Medianebene des Embryo. Anat. Anz., Bd. 9, 1894.*
— *Ueber den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca). Archiv f. Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. 1, 1894.*
— *Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen, Leipzig 1895 (Sammelwerk der vorstehenden Untersuchungen).*
— *Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender" Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Archiv f. Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. 3, 1896.*
— *Ueber die Bedeutung „geringer" Verschiedenheiten der relativen Grösse der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas. Ebenda, Bd. 4, 1896.*
— *Berichtigungen zu O. Schultze's Aufsatz über die Bedeutung der Schwerkraft. Archiv f. Entwickelungsmech., Bd. 10, 1900, p. 244—255.*
Rückert, J. *und* **Mollier, W.**, *Resultate über die Entstehung des Vornierengangs bei Triton, Rana und Bufo. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morphol. u. Phys. München, Bd. 19, 1889.*
Rüdinger, N., *Ueber die Bildung der primären und secundären Augenblase bei Triton. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu München, math.-phys. Kl., 1889.*
Ruge, Georg, *Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb., Bd. 15, p. 491—554.*
Rusconi, M., *Développement de la grenouille commune, 1826.*
— *Ueber künstliche Befruchtung bei Fischen und Fröschen. Müller's Archiv, 1840.*
— *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre, Pavia 1854.*
Samassa, Paul, *Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation. II. Experimentelle Untersuchung. Archiv f. Entwickelungsmech., Bd. 2, 1895, p. 370—393.*
— *Ueber die äußeren Entwickelungsbedingungen der Eier von Rana temporaria. Verhandl. d. Deutschen zool. Ges., 1896, p. 93—97.*
Sampson, L. v., *Unusual Modes of Breeding and Development among Anura. American Naturalist, Vol. 34, Sept. 1900.*
Schanz, Fr., *Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 21, 1887.*
— *Ist der angeborene Verschluß des Dünndarms eine Hemmungsbildung? Anat. Anz., Bd. 13, 1897, p. 264—270.*
Schmidt, V., *Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte, Bd. 2, 1893.*
Schultze, Max, *Observationes nonnullae de ovorum ranarum segmentatione, Bonn 1863.*
Schultze, Oscar, *Beiträge zur Entwickelung der Batrachier. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 23, 1883.*
— *Ueber Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Anat. Anz., Bd. 1, 1886.*
— *Ueber die Achsenbestimmung des Froschembryo. Biol. Centralbl., Bd. 7, 1887.*
— *Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. Festschrift für Kölliker, Leipzig 1887.*
— *Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.*
— *Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, 1888.*

Schultze, Oscar, *Ueber die Entwickelung der Medullarplatte des Froscheies. Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 23, 1890.*
— *Ueber die unbedingte Abhängigkeit normaler tierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verh. d. Anat. Ges., Bd. 8, 1894.*
— *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. 1, 1894.*
— *Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung sowie über die mit Hilfe der Schwerkraft mögliche künstliche Erzeugung von Doppelmifsbildungen. Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 28, 1894.*
— *Neue Untersuchungen zur Frage von der Notwendigkeit der Schwerkraft für die Entwickelung. Verh. d. Anat. Ges., 1897, p. 109—116.*
— *Neue Untersuchungen über die Bedeutung der Schwerkraft für die Entwickelung. (Phys.-med. Ges. Würzburg.) Münch. med. Wochenschr., Jahrg. 44, 1897, No. 23, p. 629—630.*
— *Ueber die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwickelung des Frosches. Anat. Anz., Bd. 10, 1894, und Bd. 16, 1899.*
— *Die bilaterale Symmetrie des Amphibieneies. Verh. d. Anat. Ges., 1899.*
— *Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 55, 1899.*
— *Ueber den Einfluss des Luftmangels auf die erste Entwickelung des Eies. Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 32, 1899.*
— *Zur Frage der Bedeutung der Schwerkraft. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900, p. 309—334.*
Schulze, Franz Eilhard, *Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. und II. Abhandl. d. K. Akad. zu Berlin, 1888 und 1892.*
Schwalbe, G., *Zur Biologie und Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 16, 1897, p. 340—396.*
Schwegmann, Fr. J., *Entstehung und Metamorphose der Wirbelsäule von Rana temporaria. Phil. Diss. Leipzig, 1884; Zeitschr. f. Naturw., Halle a. d. S., Bd. 57.*
Schwink, F., *Ueber die Gastrula bei Amphibieneiern. Biol. Centralbl., Bd. 8, 1888.*
— *Ueber die Entwickelung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien, München 1889.*
— *Ueber die Entwickelung des Herzendothels der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 5, 1890, p. 207—213.*
— *Untersuchungen über die Entwickelung des Endothels und der Blutkörperchen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 17, 1891, p. 288—333.*
Scott, W. B., and **Osborn, H. F.**, *On some points in the early development of the common newt. Studies from the morphol. Laboratory, University of Cambridge, 1880. Auch erschienen in Quarterly Journal of Micr. Science, vol. 19, 1879.*
Selenka E., *Der embryonale Excretionsapparat des kiemenlosen Hylodes martinicensis. Sitzungsber. d. K. Akad. Berlin, 1882.*
Semon, R., *Zur vergl. Anatomie der Gelenkbildungen bei den Wirbeltieren. Festschrift für Kupffer, Jena 1899.*
— *Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere etc. Anat. Anz., Bd. 5, 1890, 455—481.*
Sidebotham, H., *Note on the Fate of the Blastopore in Rana temporaria. Quart. Jour. Micr. Science, Vol. 29, 1888.*
Solger, *Studien zur Entwickelung des Cöloms und des Cölomepithels der Amphibien. Morphol. Jahrbuch, Bd. 10, 1885.*
Spemann, Hans, *Ueber die erste Entwickelung der Tuba Eustachii und des Kopfskelets von Rana temporaria. Zool. Jahrb., Bd. 11, 1898, p. 389—416.*
— *Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. Sitzungsber. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, 1890.*
— *Entwickelungsphysiologische Studien am Tritonei. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. 12, 1901.*
Spallanzani, L., *Expérience pour servir à l'histoire de la génération, 1785.*
— *Ueber Correlationen in der Entwickelung des Auges. Verh. der Anat. Ges. 1901.*
Spencer, W. B., *On the fate of the blastopore in Rana temporaria. Zool. Anz., Bd. 8, 1885.*
— *Some notes on the early development of the Rana temporaria. Quart. Journal of Micr. Science, Vol. 25, Suppl., 1885.*
Spengel, *Die Fortpflanzung des Rhinoderma Darwinii. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, 1877.*
Srdinko, *Bau und Entwickelung der Nebenniere bei Anuren. Anat. Anz., Bd. 18, 1900, p. 500—508.*
Stoehr, Ph., *Ueber die Entwickelung der Hypochorda und des dorsalen Pancreas bei Rana temporaria. Morphol. Jahrb., Bd. 23, 1895.*

Strasser, H., *Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrb., Bd. 5, 1879.*

Stricker, S., *Entwickelungsgeschichte von Bufo cinereus bis zum Erscheinen der äufseren Kiemen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 39, 1860.*

— *Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachiereiern. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 11, 1862.*

Swammerdam, J., *Die Bibel der Natur, 1737.*

Thiele, Joh., *Der Haftapparat der Batrachierlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888, p. 67—79.*

Valenti, G., *Sulla origine della ipofisi. Atti dell' Acad. Med.-chir. di Perugia, Vol. 7, 1895.*

la Valette St. George, von, *Die Spermatogenese bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, 1875.*

— *Spermatologische Beiträge. Dritte Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.*

Villy, *The development of the ear and accessory organs in the frog. Quart. Journal Micr. Science, Vol. 30, 1890.*

Vogt, C., *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte, 1842.*

Walther, *Vorniere des Axolotls. Diss. Erlangen, 1883.*

Weismann, *Ueber die Umwandlung des mexikanischen Axolotls in ein Amblystoma. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, Suppl., 1875.*

Wetzel, G., *Ueber die Bedeutung der circulären Furche in der Entwickelung der Schultze'schen Doppelbildungen von Rana. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46, 1895.*

— *Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelmifsbildungen von Rana fusca. Diss. Berlin, 1896.*

Wiedersheim, R., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36, 1890.*

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Proteus anguineus. Arch. f. micr. Anat., Bd. 35, 1890.*

— *Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biol. Centralbl., Bd. 20, 1900, No. 9 und 10.*

Wilson, Gregg., *The Development of the Müllerian Ducts in Axolotl. Anat. Anz., Bd. 9, 1894, p. 736—745.*

Wilson, H. V., *Formation of the Blastopore in the Frog Egg. Anat. Anz., Bd. 18, 1900, No. 9 u. 10, sowie 15 u. 16.*

— *Closure of Blastopore in the normally placed Frog Egg. Anat. Anz., Bd. 20, 1901.*

Winslow, M., *The Chondrocranium in the Ichthyopsida. Tufts College Studies, No. 5, Tufts College Mass., 1898.*

Wolff, G., *Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entwickelungsmechanik, Bd. 1, 1895 u. Bd. 12, 1901.*

Yung, E., *Influence des différentes couleurs du spectre sur le développement des animaux. Arch. de Zool. exp., T. 7, 1878.*

— *De l'influence des lumières colorées sur le développement des animaux. Mitteilungen d. zool. Station zu Neapel, Bd. 2, 1881.*

— *Propos scientifiques, 1890.*

Zeller, E., *Ueber die Befruchtung bei den Urodelen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49, 1890.*

Ziegler, Friedr., *Zur Kenntnis der Oberflächenbilder der Rana-Embryonen. Anat. Anz., Bd. 7, 1892, p. 211—215.*

IX. CAPITEL.

Gymnophionen.

Peromelen (Haeckel), Schlangenlurche, Blindwühlen.

Wie die Gymnophionen in ihrer Organisation in verschiedener Hinsicht den Uebergang von den Amphibien zu den Reptilien vermitteln, so ist auch ihre Entwickelung in mancher Beziehung der Reptilienentwickelung sehr ähnlich. Daher habe ich hier die Gymnophionen zwischen die Amphibien und die Amnioten gestellt.

Wahrscheinlich stammen die Gymnophionen von alten beschuppten Amphibien ab, welche auch den Ausgangspunkt für die Reptilien gebildet haben (p. 234). Die Fußlosigkeit und die unterirdische Lebensweise der Gymnophionen sind secundär erworbene Eigenschaften [1]).

Ueber die Entwickelung der Gymnophionen liegt das schöne Werk von Paul Sarasin und Fritz Sarasin vor, welches die ceylonesische Blindwühle, Ichthyophis glutinosus Fitzinger (= Epicrium glutinosum Wagler = Coecilia glutinosa L.) betrifft; die Forscher sammelten die Eier auf Ceylon auf der Hochebene von Candy, wo Ichthyophis in dem stets feuchten Boden der Flußufer und in der Nähe von Bächen und Tümpeln häufig zu finden ist. Ferner erschienen in neuerer Zeit mehrere wichtige Publicationen von Brauer, in welchen die Entwickelung der auf den Seychellen vorkommenden Arten Hypogeophis rostratus Cuv. (= Coecilia rostrata) und Hypogeophis alternans St. ausführlich beschrieben wird.

Die Fortpflanzung und Brutpflege findet bei der ceylonesischen Blindwühle in folgender Weise statt. Bei der Begattung (welche nicht beobachtet ist) gelangt das Sperma in die Kloake des Weibchens und

1) Wiedersheim sieht in den Gymnophionen „die letzten spärlichen Ueberbleibsel einer zur Zeit der Kohlenperiode reich entwickelten Amphibienwelt, deren Vertreter namentlich durch Dawson, Cope uud Huxley unter dem Namen der Microsaurier bekannt geworden sind". Haeckel faßt die jetzt lebenden Gymnophionen und die fossilen Aistopoden (Dolichosoma, Ophiderpeton) als zwei nächstverwandte Zweige eines fußlosen Astes der Amphibienklasse auf, der schon frühzeitig während der Steinkohlenperiode durch Rückbildung der Füße aus älteren vierfüßigen Stegocephalen hervorging; unter den letzteren giebt es sogar einzelne Gattungen (Discosaurus), welche in der eigentümlichen Bildung der kreisrunden Schuppen völlig mit einigen lebenden Cäcilien (Epicrium) übereinstimmen (Haeckel, Systematische Phylogenie, Bd. 3, 1895, p. 278). Peters ist der Ansicht, daß die Gymnophionen unabhängig von den Aistopoden sich entwickelt und später als diese die Füße verloren haben, da bei den Embryonen von Ichthyophis noch Spuren der hinteren Extremitäten vorhanden sind.

steigt von da in die Oviducte auf. In den Oviducten werden die Eier befruchtet und machen da auch die Furchung durch. Dann setzt das Weibchen die Eier in feuchter Erde ab in einer von ihm selbst gegrabenen kleinen Höhle. Bei der Eiablage tritt aus jedem Oviduct eine Eierschnur aus, da die Eier durch ihre Eiweißhüllen verbunden sind. Die beiden Eierschnüre verwickeln sich zu einem Knäuel, und die Verbindungsstränge der Eier, sowie auch die äußersten Eiweißhüllen derselben erhärten. Der so entstehende Klumpen wird von dem Weibchen umschlungen, und das Weibchen bleibt bei den Eiern bis zum Ausschlüpfen der Jungen [1]). Innerhalb der Eihülle entwickeln sich die Larven, welche durch 3 Paar große äußere Kiemen ausgezeichnet sind. Die Eier erfahren während der Entwickelung durch Aufnahme von Wasser eine bedeutende Vergrößerung [2]). Nachdem die Larven schon ungefähr eine Länge von 7 cm erreicht haben, schlüpfen sie aus und begeben sich in Flüsse und Bäche, wo sie bis zum Eintritt der Metamorphose bleiben.

Bei den von Brauer beobachteten beiden Arten ist die Fortpflanzungsweise und die Brutpflege dieselbe wie bei der ceylonesischen Blindwühle, jedoch bleiben die Larven so lange in den Eihüllen, daß die Larven keinen Aufenthalt im Wasser mehr nehmen.

Beiläufig mag bemerkt werden, daß Greeff bei einer Blindwühle Westafrikas, bei Dermophis thomensis Barboza du Bocage, welche er auf der Insel Rolas (bei der Insel S. Thomé) beobachtete, Embryonen im Oviducte gefunden hat. Greeff hat nur ein einziges trächtiges Weibchen gesehen, und dieses enthielt in dem einen Oviduct einen, in dem anderen 2 Embryonen von 4 cm Länge. Bei dieser von Greeff beobachteten Art läuft also der größte Teil der Entwickelung im Oviduct ab. Dasselbe gilt wahrscheinlich auch noch von einigen anderen Gymnophionen. So fand W. Peters bei der amerikanischen Blindwühle Typhlonectes compressicauda in den Uteri eines Weibchens 6 auffallend große Embryonen (einer war 157 mm lang), welche im Nacken große blattförmige Kiemen besaßen (vergl. Sarasin, l. c.).

Das Ei der Gymnophionen, wie es von P. u. F. Sarasin bei Ichthyophis glutinosa beobachtet wurde, besitzt eine auffallende Aehnlichkeit mit einem Sauropsidenei, speciell mit einem Vogelei. — Die Eizelle hat im Ovarium eine längliche Gestalt, nach der Eiablage aber eine kugelige Form. Der Dotter ist von strohgelber Farbe und enthält grobe, meist ovale Dotterkörner. Auf dem Dotter liegt eine weißliche Keimscheibe, welche nur feine Dotterkörnchen enthält; von der Mitte der Keimscheibe geht ein Strang feinkörnigen Dotters gegen die Mitte des Eies, um dort zu einer kugelförmigen Masse anzuschwellen (Fig. 283); dieser Befund erinnert an die Verhältnisse im Vogelei, bei welchem ein feinkörniger Strang, der Dotterstiel, von der Keimscheibe nach dem Innern des Eies geht und in der Mitte des Eies eine runde Masse, die Latebra, bildet. Während die Eizellen

1) Unter den anderen Amphibien kommt eine ähnliche Brutpflege Amphiuma zu. Nach den Beobachtungen von O. P. Hay sind die Eier durch ihre Eiweißschnüre zu einem Knäuel verschlungen, und das Weibchen liegt dabei um dieselben geringelt (Hay, Observations on Amphiuma and its young, Amer. Naturalist 1888).

2) Paul Sarasin und Fritz Sarasin vermuten, daß das Weibchen durch das Secret seiner Hautdrüsen zur Ernährung der Brut beiträgt. Brauer teilt diese Ansicht nicht. O. Hay hat für Amphiuma die Meinung ausgesprochen, daß das Weibchen durch das Secret seiner Hautdrüsen die Eier feucht erhalte.

durch die Oviducte hindurchgehen, werden sie von einer Eiweißschicht umhüllt, und alle Eier eines Oviductes werden von einem gemeinsamen Eiweißschlauch umschlossen, so daß von jedem Oviduct

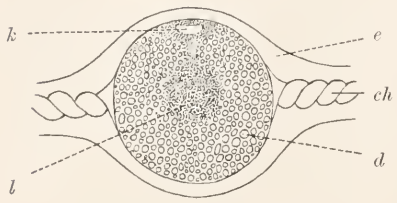


Fig. 283. Schema der Eihüllen eines abgelegten Eies von Ichthyophis glutinosus. (Nach P. u. F. Sarasin.) Es ist ein Ovarialei eingezeichnet. *ch* Chalazen, *e* Eiweißschlauch, *d* Dotter der Eizelle, *k* Keimbläschen am animalen Pol, *l* Latebra.

eine perlschnurähnliche Eierschnur gebildet wird. Die der Eizelle zunächst auflagernde Eiweißschichte bildet eine zähe Membran, welche sich von einem Ei zum anderen fortsetzt und eine deutliche spiralige Drehung besitzt, also den Chalazen (Hagelschnüren) des Vogeleies sehr ähnlich ist (Fig. 283).

Die Eier der Gymnophionen sind im Vergleich zu den Eiern unserer einheimischen Amphibien von auffallender Größe. Das Ei von Hypogeophis rostratus ist 7—8 mm groß, dasjenige von Hypogeophis alternans 4—5 mm. Das Ei von Ichthyophis mißt nach der Eiablage etwa 8 mm im Durchmesser, wovon etwa 7 mm auf die Eizelle selbst kommen. Bei dieser Größe des Eies ist es begreiflich, daß die Zellteilungen nicht durch die ganze Eizelle hindurchzuschneiden vermögen und folglich die Furchung meroblastisch ablaufen muß.

Die Furchung und die Gastrulation.

Bei der Darstellung der Furchung, der Gastrulation, der Keimblätterentwickelung und der Anlage des Embryo werde ich hauptsächlich der eingehenden Beschreibung folgen, welche Brauer von Hypogeophis rostratus und H. alternans gegeben hat.

Die Furchung verläuft partiell[1]). Die ersten Furchungsbilder sind nicht beobachtet. Nur einige späte Furchungsstadien sind bekannt geworden. Dieselben wurden im Eileiter gefunden. Diese

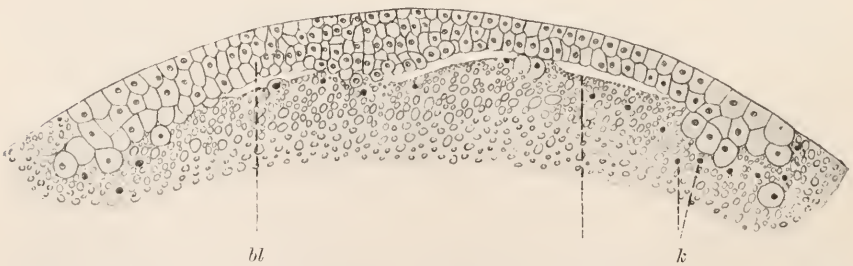


Fig. 284. Furchungsstadium von Ichthyophis glutinosus zur Zeit des Erscheinens der Furchungshöhle. (Nach P. und F. Sarasin.) *bl* Blastoderm, *k* Kerne im Dotter.

1) Erst während der Gastrulation und während der folgenden Zeit wird die Dotterkugel allmählich in große Zellen zerlegt.

Stadien zeigen ein Blastoderm, welches als eine runde, flache Scheibe dem Ei aufliegt, und dessen Durchmesser ungefähr den fünften oder sechsten Teil des Eiumfangs beträgt. Das Blastoderm ist an seiner Peripherie nicht scharf begrenzt, denn die Furchung schreitet am Rande weiter. Während die Zellen des Blastoderms meist nur kleine Dotterkörnchen enthalten, findet man am Rande des Blastoderms größere Zellen mit groben Dotterkörnern, und noch etwas peripherwärts liegen freie Kerne; ebensolche freie Kerne befinden sich auch unter dem Blastoderm, d. h. unter der Scheibe der Furchungszellen [1]). Die Furchungshöhle zeigt sich in der Weise, daß Lücken unter den untersten Blastodermzellen auftreten (Fig. 284). Von den freien Kernen aus schreitet die Furchung im Dotter weiter, so daß am Rande des Blastoderms neue Zellen sich anschließen und unter der Furchungshöhle Zellen entstehen. Durch diesen Vorgang der Zellbildung (Nachfurchung) wird allmählich ein immer größerer Teil des Dotters in Zellen zerlegt.

Die obersten Zellen des Blastoderms fügen sich zu einem einschichtigen Epithel zusammen, und es scheint, daß auch ein Teil der darunter gelegenen Zellen des Blastoderms in den Verband des Epithels hineintritt. Die Epithelscheibe besteht größtenteils aus cubischen Zellen und geht an ihrer Peripherie ohne scharfe Grenze in die nicht epithelial geordneten größeren Zellen des Randes des

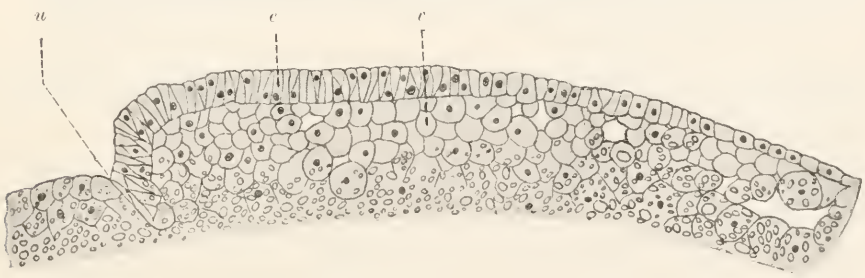


Fig. 285. Medianer Längsschnitt durch eine Keimscheibe von Hypogeophis alternans zur Zeit des Beginns der Gastrulation. (Nach Brauer.) *e* epitheliale Schichte, *u* Umschlagsrand, *v* vegetative Zellschichte. Vergr. 50mal.

Blastoderms über. Aber an einer Seite der Epithelplatte wird das Epithel ein hohes Cylinderepithel, und auf dieser Seite entsteht am Rande der Epithelplatte eine Rinne, indem das epitheliale Blatt sich hier nach innen einfaltet. Diese Einfaltung ist der Anfang der

1) Nach Sarasin findet man bei Ichthyophis „freie Kerne überall zerstreut, am Boden der Keimhöhle sowohl als in der Umgebung der Keimränder in großer Zahl". Aber Brauer berichtet, daß freie Kerne auch noch weithin durch den Dotter zerstreut sind. Es scheint also im Dotter erst reichliche Kernteilung ohne Zellteilung stattzufinden und dann erst, vom Blastoderm her fortschreitend, die Zellteilung einzutreten. Es ist vom Standpunkt der Zellenlehre nicht unbegreiflich, daß anfangs die Kerne sich teilen, ohne daß sie die Zerklüftung des großen Dotters herbeizuführen vermögen. Allein in der Nähe der Keimscheibe, wo die Kerne zahlreicher liegen, fallen den einzelnen Kernen kleinere Territorien zu, und kann also bei der Teilung der Kerne die Zellabgrenzung stattfinden. Die allmähliche Verbreitung der freien Kerne im Dotter kann vielleicht daraus erklärt werden, daß bei jeder Mitose die Pole der Spindel aus einander rücken, wobei immer einige Kerne in neues Dottergebiet vorgeschoben werden.

Gastrulation. Sobald die Rinne erkennbar ist, läßt sich die Orientirung des Blastoderms bestimmen, da die Gastrulation an dem hinteren Rande des Blastoderms beginnt. Infolge der Bildung der Rinne erscheint der hintere Rand des Blastoderms scharf abgesetzt (Fig. 285). Die Rinne kann als Blastoporusrinne bezeichnet werden; sie entspricht der Rusconi'schen Rinne der anderen Amphibien (s. d. Gastrulation der Amphibien p. 260).

Bei der Gastrulation bildet sich ein Umschlag der epithelialen Schichte, wie schon gesagt wurde; es entsteht also eine epitheliale untere Schichte, welche von der Blastoporusrinne her nach vorn vordringt; unter ihr befindet sich ein flacher Hohlraum, die Gastralhöhle (Fig. 286). Brauer bezeichnet als animale Schichte die äußere epitheliale Schichte und den eingestülpten Teil der epithelialen Schichte,

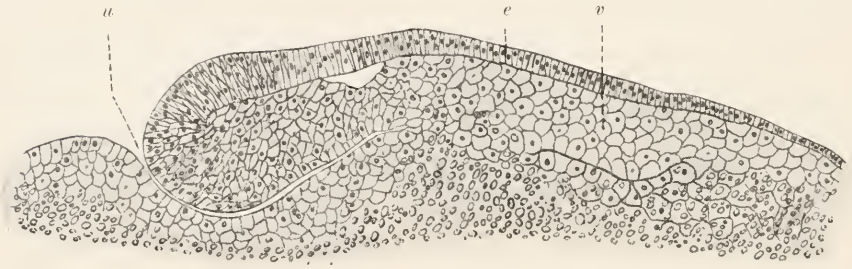


Fig. 286. Medianer Längsschnitt durch eine Keimscheibe von Hypogeophis alternans zur Zeit der Gastrulation. (Nach Brauer.) Vergr. 50mal. Bezeichnungen wie bei Fig. 285.

während er der vegetativen Schichte alle übrigen Zellen zurechnet, also alle Zellen der Dotterkugel und diejenigen Zellen, welche sich im Gebiet der Furchungshöhle unter dem Epithel befinden. Die animale Schichte entspricht dem animalen Teile der Blastula der Amphibien, also z. B. dem pigmentirten Teile der Blastula des Frosches.

Nach vorn von der Gastralhöhle liegt die Furchungshöhle, welche durch unregelmäßige spaltartige Hohlräume dargestellt ist, die sich über und zwischen den vegetativen Zellen befinden. In der Nachbarschaft der Gastralhöhle schließen sich die vegetativen Zellen zu einer epithelialen Decke zusammen, und unter derselben entsteht durch Zusammenfließen kleiner Lücken eine ausgebreitete flache Höhle. Brauer sieht diese Höhle als einen Teil der Furchungshöhle an, ich möchte sie aber lieber als vegetative Höhle bezeichnen, da sie durch eine epitheliale Decke vegetativer Zellen begrenzt ist. Die Scheidewand von vegetativen Zellen, welche die durch Einstülpung entstandene Gastralhöhle von der vegetativen Höhle trennt, wird dann durchbrochen, und die beiden Höhlen fließen zusammen, so daß die vegetative Höhle die Verlängerung der Gastralhöhle bildet [1]).

Hinsichtlich der theoretischen Auffassung dieser Thatsache sind

1) Brauer schreibt (l. c. p. 411): Diese Verschmelzung der Räume wird weniger durch eine Auflösung oder durch einen scharfen Bruch erfolgen, sondern durch Auseinanderweichen der vegetativen Zellen, durch Bildung von Spalten; sicher erfolgt die Vereinigung zuerst in der Mitte, dort, wo der Grund des Blindsackes an die neue Höhle grenzte.

zwei Ansichten möglich. Entweder faßt man, wie dies Brauer thut, die vegetative Höhle als einen Teil der Furchungshöhle auf, dann liegt also eine Verschmelzung der Gastralhöhle mit der Furchungshöhle vor[1]). Oder aber man sieht die vegetative Höhle als einen Spaltraum zwischen den Dotterzellen an; es kommt also zu dem durch Einstülpung entstandenen Teile der Gastralhöhle eine als Spaltraum zwischen entodermalen Zellen entstehende Fortsetzung hinzu. Ich halte die letztere Auffassung für die einfachere und verständlichere.

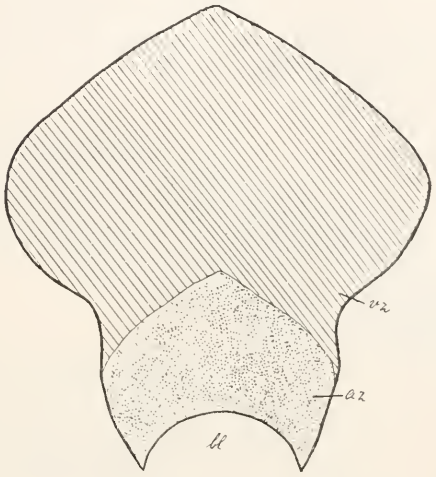


Fig. 287. Grundriß der Gastralhöhle und der mit ihr zusammenfließenden vegetativen Höhle bei einem Embryo von Hypogeophis alternans etwa im Stadium der Fig. 288. (Nach Brauer.) *bl* Blastoporus, *az* animale Zellen (Gebiet der ursprünglichen Gastralhöhle), *vz* vegetative Zellen (Gebiet der vegetativen Höhle).

Zur Zeit des Durchbruchs ist der vordere Teil der vegetativen Höhle durch unregelmäßige Züge von vegetativen Zellen in ein complicirtes System von Hohlräumen geteilt; die vordere Begrenzung des neu erworbenen Teiles der Gastralhöhle ist also noch nicht genau zu bestimmen; aber allmählich ordnen sich die Zellen auch in diesem vorderen Teile zu einer regelmäßigen Decke. Die ganze Ausdehnung des neu erworbenen Teiles der Gastralhöhle ist aus dem Grundriß Fig. 287 ersichtlich. Ferner stellt Fig. 292 den Medianschnitt bei einem etwas älteren Stadium dar, und man erkennt den ursprünglichen Teil der Gastralhöhle und die Grenze des neu erworbenen Teiles.

Während der Gastrulation biegt sich die Blastoporusrinne halbmondförmig ein und schließt sich dann zu einem Ring (Fig. 288—290);

Fig. 288. Fig. 289. Fig. 290.

Fig. 288—290. Embryonalanlage von Hypogeophis rostratus in drei Stadien. (Nach Brauer.) Vergr. 4,5. Der dunkle Hof zeigt die Ausdehnung der Gastralhöhle an.

1) Die Verschmelzung der Gastralhöhle mit der Furchungshöhle steht unter den niederen Wirbeltieren nicht vereinzelt da; Grönroos beschreibt einen solchen Vorgang bei Salamandra maculosa (Anat. Anzeiger, Bd. 14, 1898). Es scheint diese cenogenetische Abänderung der Bildungsweise der Gastralhöhle nur bei sehr dotterreichen Eiern vorzukommen, bei welchen der durch Einstülpung entstehende Teil der Gastralhöhle nicht tief genug vordringt.

wie bei den anderen Amphibien wird also auch hier der Blastoporus annähernd kreisförmig und umschließt einen rundlichen Dotterpfropf.

Zur Zeit der Gastrulation breitet sich die epitheliale Schichte weiter auf dem Ei aus, bis sie schließlich das ganze Ei bedeckt[1]).

Chorda, Mesoderm und Enteroderm.

Derjenige Teil der Decke der Gastralhöhle, welcher durch Einstülpung entstanden ist, wird zur Bildung der Chorda und des Meso-

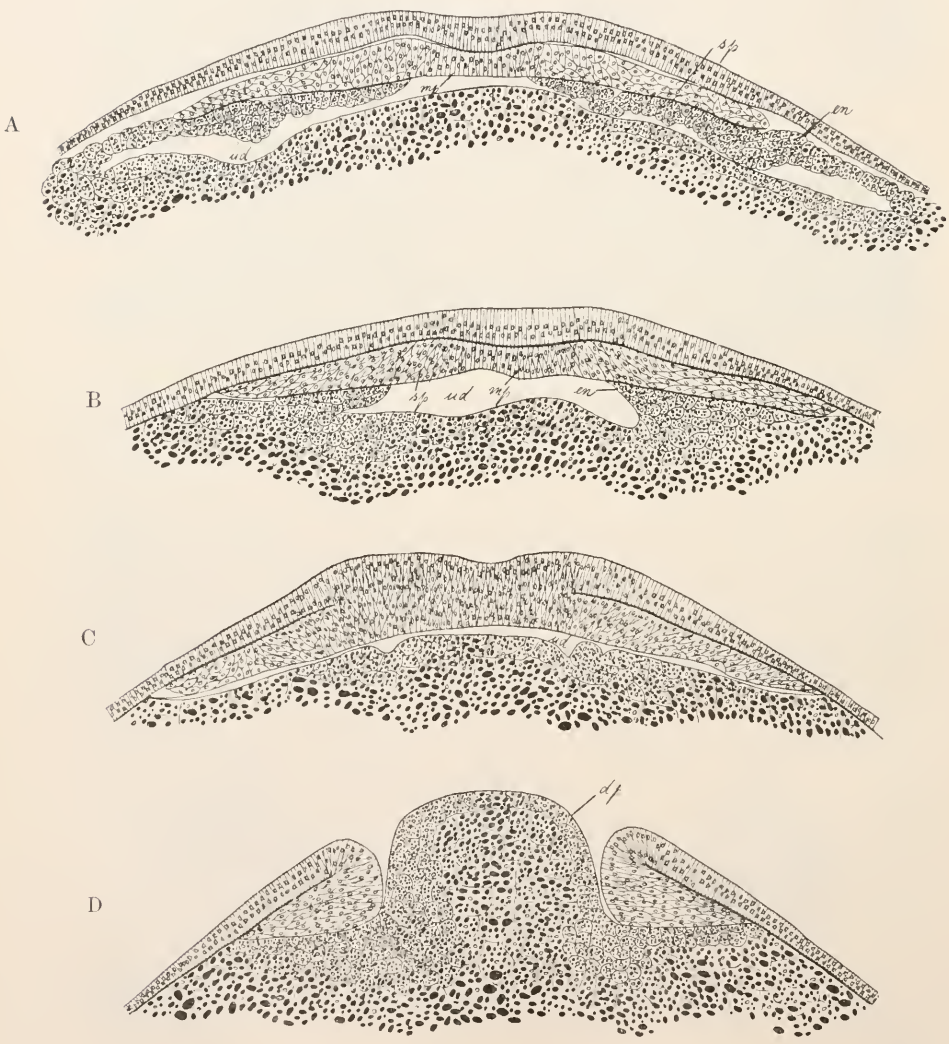


Fig. 291 A—D. 4 Querschnitte durch einen Embryo von Hypogeophis alternans im Stadium der Figur 290. (Nach BRAUER.) Vergr. 48mal. *en* Enteroderm. *mp* Mittelplatte (Anlage der Chorda), *sp* Mesoderm, *ud* Gastralhöhle.

1) In Bezug auf die theoretische Auffassung dieses Vorgangs verweise ich auf die Erörterungen bei der Gastrulation der Amnioten (10. Capitel).

derms verwendet. Der mittlere Abschnitt der eingestülpten Schichte bleibt einschichtig und stellt die Anlage der Chorda dar, die beiden seitlichen Abschnitte werden durch starke Zellvermehrung mehrschichtig und bilden die beiden Mesodermstreifen. Das Enteroderm wird durch die vegetativen Zellen gebildet, welche sich seitlich und vorn an die eingestülpte Schichte anschließen, und welche von den Seiten her unter die Mesodermstreifen sich vorschieben [1]).

Zur Erläuterung dieser Verhältnisse dient die Querschnittserie Fig. 291. Man sieht an Fig. 291 A median das hohe Cylinderepithel der Chordaanlage, seitlich die Mesodermstreifen. Unter denselben bemerkt man jederseits eine Schichte vegetativer Zellen, welche an der Decke der Gastralhöhle sich medianwärts vorschiebt und nahezu bis an das Chordaepithel heranreicht. Fig. 291 B stellt einen etwas weiter hinten gelegenen Schnitt dar, und Fig. 291 C einen Schnitt durch die Blastoporuslippe, also durch den Umschlagsrand, in welchem das Ektoderm mit der eingestülpten Schichte verschmolzen ist. Fig. 291 D geht

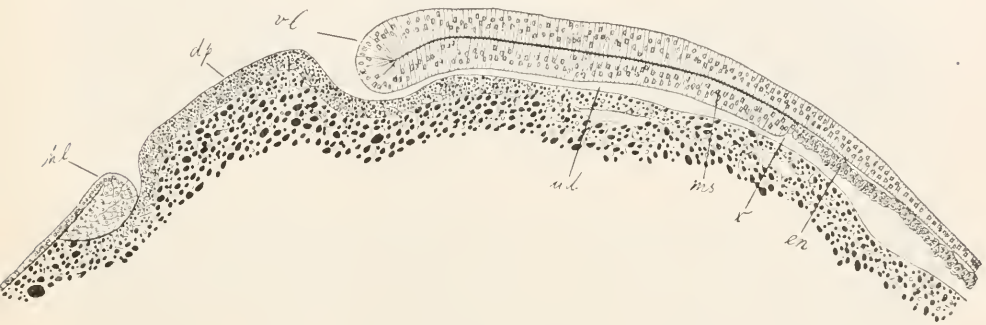


Fig. 292. Medianschnitt durch einen Embryo von Hypogeophis alternans zur Zeit der Entstehung der ventralen Blastoporuslippe im Stadium der Fig. 290. (Nach Brauer.) *dp* Dotterpfropf, *en* Enteroderm, *ms* Chordaanlage, *hl* hintere (ventrale) Blastoporuslippe, *vl* vordere (dorsale) Blastoporuslippe, *ud* Urdarmhöhle, *x* Grenze der ursprünglichen Gastralhöhle und des neuen Theiles der Gastralhöhle.

durch den Blastoporus und zeigt in der Mitte den Dotterpfropf, seitlich den Umschlagsrand und die Mesodermbildung an der seitlichen Blastoporuslippe. Wenn die Rusconi'sche Rinne sich zum Kreise schließt (p. 319), schreitet die Mesodermbildung längs derselben nach der Ventralseite hin fort, so daß im ganzen Umkreis des Dotterpfropfes Mesoderm gebildet wird (peripheres, peristomales Mesoderm), ebenso wie bei den anderen Amphibien.

1) Brauer betont besonders, daß das Epithel, welches die Chorda bildet, im Zusammenhang mit den Mesodermstreifen aus der eingestülpten epithelialen Schichte entsteht, also mit den vegetativen Zellen, welche als Enteroderm die Wand des Darmes bilden, keine genetische Beziehung hat; deshalb rechnet er die Anlage der Chorda dem Mesoderm zu. Was die Mesodermstreifen betrifft, so erklärt er ausdrücklich, daß dieselben lediglich von der eingestülpten Schichte stammen, also nicht im Sinne der Hertwig'schen Cölomtheorie von dem vegetativen Entodermepithel hergeleitet werden können. Das letztere ist unbeteiligt an der Bildung des Mesoderms und der Chorda und führt nur die Unterwachsung aus. Daher ist auch von einer Mesodermbildungsrinne nicht die Rede; jedoch dürfte, wie mir scheint, der Rand des vegetativen Epithels im Stadium der Fig. 291 der Mesodermbildungsrinne anderer Wirbeltiere der Lage nach entsprechen.

Fig. 292 stellt einen Medianschnitt durch ein gleiches Stadium dar. Man sieht den Dotterpfropf, an der dorsalen Blastoporuslippe den Umschlag und die eingestülpte Schichte, an der ventralen Blastoporuslippe das Mesoderm des Blastoporusrandes. Die eingestülpte Schichte stellt auf diesem Schnitt ein einfaches Cylinderepithel dar, da das median gelegene Chordaepithel getroffen ist. Vorn schließt sich die Schichte der vegetativen Zellen an, welche die Decke des neuerworbenen Teiles der Gastralhöhle bildet (p. 318).

Die Bildung der Chorda vollzieht sich in ähnlicher Weise wie bei anderen Wirbeltieren durch eine aufwärts gehende Faltenbildung. Zunächst trennt sich die Chordaanlage von dem anstoßenden Mesoderm ab; auf Fig. 293 sieht man die Chordaanlage zwischen die herantretenden Teile des Enteroderms eingefügt [1]). Dann krümmt sich

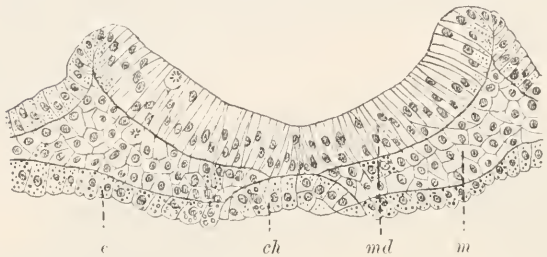


Fig. 293. Querschnitt durch einen Embryo mit offener Medullarfurche von Hypogeophis alternans. (Nach Brauer.) *ch* Chorda, *e* Enteroderm, *m* Mesoderm, *md* Medullarplatte.

das Chorda-Epithel und bildet eine ventralwärts geöffnete Chordarinne. Die Rinne verschließt sich, und es entsteht ein stabförmiger Chordastrang (Fig. 294). Wie bei den anderen Wirbeltieren erfolgt die Bildung der Chorda zuerst im mittleren Teile des Embryo und schreitet allmählich nach vorn und nach hinten weiter.

Während der Bildung des Chordastranges wächst das Enteroderm von beiden Seiten weiter medianwärts vor (vergl. Fig. 293 und 294), und nach der Bildung der Chorda schließt sich dasselbe unter der Chorda zusammen. Dieser Vorgang schreitet allmählich durch die ganze Länge des Embryo fort; nur am hinteren Ende des Embryo,

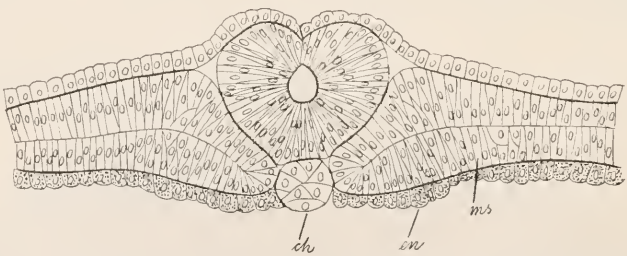


Fig. 294. Querschnitt durch einen Embryo von Hypogeophis alternans nach dem Schluß des Medullarrohres. (Nach Brauer.) Vergr. 104mal. *ch* Chordastrang, *en* Enteroderm, *ms* Mesodermstreifen.

1) Der ursprüngliche Zusammenhang der Chorda mit dem Mesoderm sowie die Ablösung der Chorda von demselben erinnern an die Verhältnisse bei Ceratodus. Man vergl. Fig. 291A mit Fig. 207 und Fig. 293 mit Fig. 208 (auf p. 223).

an der Stelle des entstehenden Canalis neurentericus bleibt das Chordaepithel lange Zeit von der entodermalen Unterwachsung frei.

Die einschichtige Lage des Enteroderms, von welcher bisher die Rede war, bildet also die obere Wand der Darmhöhle, aber die untere Wand der Höhle wird durch die Dotterkugel dargestellt. Ueber das weitere Schicksal der Dotterkugel haben P. und F. Sarasin bei Ichthyophis glutinosus Folgendes beobachtet.

Wie schon früher gesagt wurde, ist im Blastulastadium der größte Teil des Dotters noch nicht in Zellen zerlegt. Aber allmählich geht die Furchung im Dotter weiter, und derselbe wird ganz in große Dotterzellen zerteilt. Zwischen dem Stadium der Fig. 304 und demjenigen der Fig. 8 auf Taf. I tritt eine große Höhle im Inneren der Dotterkugel auf, wobei wahrscheinlich Zellen in der Mitte der Kugel aufgelöst werden. Man kann dieselbe die Dotterhöhle nennen. Sie ist wohl zu unterscheiden von der Gastralhöhle, welche sich an der Oberfläche des Dotters befindet und welche relativ niedrig und schmal ist. Die Dotterhöhle tritt durch feine Spalten zwischen den Dotterzellen mit der Gastralhöhle in Verbindung.

In dem Stadium der Fig. 8 der Tafel haben sich auf der Dotterkugel zahlreiche Gefäße ausgebildet, welche vermutlich sowohl der Respiration dienen, als auch der osmotischen Aufnahme von Nahrungsstoffen aus dem Dotter. Die Gefäße liegen wie bei anderen Wirbeltieren zwischen dem splanchnischen Blatt der Seitenplatten und den großen Dotterzellen. Die Seitenplatten haben in diesem Stadium die ganze Dotterkugel umwachsen.

Von diesem Stadium an sieht man allmählich an der Oberfläche der Dotterkugel Einschnürungen und rinnenförmige Falten erscheinen, und gleichzeitig wird die Dottermasse mehr in die Länge gezogen, so daß sie dann leichter in das Innere des Embryo aufgenommen werden kann. Wenn die längliche Dottermasse von der Bauchwand umschlossen wird, hat sie durch die zahlreichen Falten ungefähr die Gestalt eines geschlängelten Schlauches erhalten. Die Dotterhöhle, welche sich, wie oben erwähnt, in der kugeligen Dottermasse gebildet hatte, ist nun auch langgezogen, und ihre Gestalt entspricht der geschlängelten Form des Dotterschlauches. Die Dotterhöhle ist nun mit der Gastralhöhle zusammengeflossen. Das Darmlumen ist also oben von dem niedrigen einschichtigen Epithel (dem Enteroderm) bedeckt, während seine ventrale Wand von den Dotterzellen gebildet wird, welche nun zu einem einschichtigen Epithel angeordnet sind; dieses besitzt infolge der Größe der Dotterzellen eine beträchtliche Dicke und zeigt (wie bereits erwähnt) mannigfache Windungen und Buchten, bietet somit einen drüsenähnlichen Anblick („Dotterdrüse" Sarasin). Der Streifen niedrigen Epithels, welcher über der Darmhöhle liegt, ist aber (nach der Ansicht von P. und F. Sarasin) allein zur Bildung des definitiven Darmepithels bestimmt, da die Dotterzellen allmählich resorbirt werden, wobei der Darm zu einem einfachen geraden Rohre wird.

Es geht aus dem Gesagten hervor, daß die Gymnophionen hinsichtlich der Bildungsweise des Darmes eine Zwischenstufe einnehmen zwischen den Amphibien einerseits und den meroblastischen Wirbeltieren (Selachiern, Teleosteern, Amnioten) andererseits. Den ersteren gleichen sie in Bezug auf die Zerklüftung der Dottermasse, den letzteren in Hinsicht darauf, daß das einschichtige Enteroderm, welches

ursprünglich nur die dorsale Darmwand darstellt, schließlich allein den Darmkanal bildet.

Das Medullarrohr und der Schluß des Blastoporus.

Bald nach dem Erscheinen der Blastoporusrinne bemerkt man vor derselben die schildförmige Anlage des Embryo; auf dieser sieht man eine seichte Längsfurche, die Medullarrinne, welche anfangs hinten noch nicht in die Blastoporusrinne mündet (Fig. 288). Auf älteren Stadien setzt sie sich aber nach hinten über die Lippe des Blastoporus fort (Fig. 289). Seitlich von der Rückenrinne sieht man 2 flache Verdickungen, die Rückenwülste: dieselben bezeichnen das Gebiet der Medullarplatte [1]). Später erscheinen am äußeren Rande der Medullarplatte die Medullarwülste (Fig. 295). Indem die Ränder der Medullar-

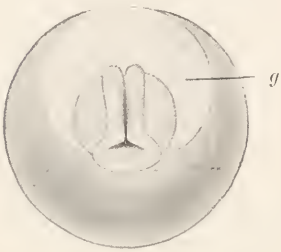


Fig. 295. Ei von Ichthyophis glutinosa mit der Anlage des Embryo zur Zeit der Bildung des Medullarrohrs. (Nach P. u. F. Sarasin.) *g* Bereich der Gastralhöhle. Der innere Hof bezeichnet die Ausdehnung des Mesoderms. In der Mitte sieht man die Medullarplatte mit der Medullarrinne.

platte sich erheben und die Medullarplatte sich einsenkt, wird die Medullarplatte zum Medullarrohr eingefaltet (Fig. 293 u. 294). Der Schluß des Medullarrohres erfolgt zuerst in der Nackengegend an der Grenze zwischen dem Kopfteil und dem Rumpfteil der Medullarplatte (Fig. 297 u. 298).

Nach dem Schluß des Medullarrohres gliedert sich der Gehirnteil desselben in 3 primäre Blasen, Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn. Der Kopf des Embryo wächst frei über die Fläche des Blastoderms hervor; er hat zu dieser Zeit eine auffallende Aehnlichkeit mit dem Kopfe eines Selachier- oder eines Reptilienembryo, besonders deshalb, weil die Nackenbeuge und die Scheitelbeuge sehr stark ausgebildet sind (Fig. 304). Das Mittelhirn liegt an der Spitze des Embryo auf

Fig. 296. Fig. 297. Fig. 298.

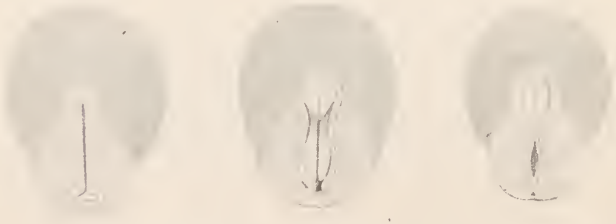


Fig. 296 und 297. Embryonen von Hypogeophis rostratus zur Zeit der Erhebung der Medullarwülste. (Nach Brauer.) Vergr. 4,5. Fig. 296 mit kleinem Blastoporus, Fig. 297 späteres Stadium mit spaltförmigem Blastoporus.

Fig. 298. Embryo von Hypogeophis alternans zur Zeit des Schlusses des Medullarrohrs. (Nach Brauer.) Vergr. 4,5.

1) Die Bildung dieser Erhebungen, welche Brauer Rückenwülste nennt, beruht nicht allein darauf, daß die epitheliale Schichte (das Ektoderm) sich im Gebiet der Medullarplatte ein wenig verdickt, sondern ist größtenteils dadurch veranlaßt, daß die darunter gelegenen Mesodermstreifen sich verdickt haben.

dem Krümmungspunkt, während das Zwischenhirn und das Vorderhirn von da abwärts gebogen sind.

Es sind nun noch einige Worte über den Schluß des Blastoporus zu sagen. Es wurde schon früher dargelegt, daß die Rusconi'sche Rinne zu einem Ringe sich schließt, aus welchem der Dotterpfropf hervorragt (Fig. 289 u. 290). Ferner wurde gezeigt, daß am ganzen Umfang des Blastoporus Mesoderm gebildet wird (p. 321). Indem der Dotterpfropf zurückgezogen wird, verkleinert sich der Blastoporus und stellt nach dem Verschwinden des Dotterpfropfes einen kleinen Spalt dar, welcher in der Längsrichtung

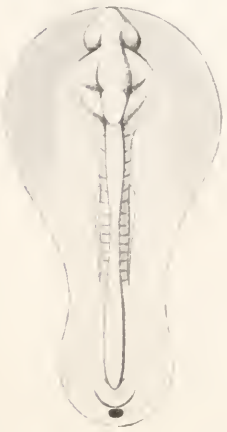


Fig. 299. Embryo von Hypogeophis rostratus nach dem Schluß des Medullarrohrs. (Nach Brauer.) Länge des Embryo 6,9 mm. Man sieht das Medullarrohr, das Gehirn mit den Augenblasen, die ersten Kiemenspalten, die Ursegmente und am Hinterende den Anus.

des Embryo liegt (s. das Oberflächenbild Fig. 297 und das Schema Fig. 300 B).

Dabei wird das Mesoderm des Blastoporusrandes zusammengedrängt und bildet 2 kurze Wülste oder Polster, welche zu beiden Seiten des eben genannten Spaltes gelegen sind (Fig. 297). Diese beiden Polster kommen median miteinander zur Verschmelzung, indem

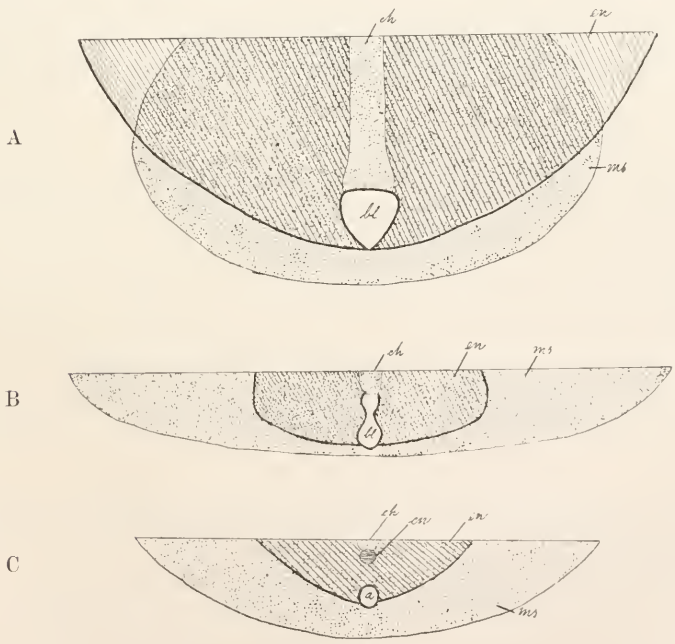


Fig. 300 A—C. Schemata des Blastoporusschlusses bei Hypogeophis alternans in drei Stadien. (Nach Brauer.) Vergr. 24mal. *a* Anus, *bl* Blastoporus, *ch* Chorda, *cn* Canalis neurentericus, *en* Enteroderm (Bereich der Gastralhöhle), *ms* Mesoderm.

sie von vorn nach hinten sich vereinigen; sie bilden eine Zellmasse, welche zwischen dem Canalis neurentericus und dem Anus gelegen ist und in welcher die beiden Mesodermstreifen zusammenfließen; diese Zellmasse, welche dem Primitivstreifen des Frosches entspricht (p. 264), wird als Schwanzwulst bezeichnet. — Der vorderste Teil des Blastoporus bildet den Canalis neurentericus; die obere Oeffnung desselben wird durch den Schluß des Medullarrohres bald verdeckt, aber die untere Oeffnung erhält sich längere Zeit. Der hinterste Teil des Blastoporus bleibt offen und geht in den After über (s. das Oberflächenbild Fig. 299 und das Schema Fig. 300 C). Die Vorgänge verlaufen also in ähnlicher Weise wie beim Frosch.

Der aus der Vereinigung der beiden seitlichen Polster hervorgegangene Schwanzwulst tritt allmählich deutlicher über die Oberfläche hervor. Er schwillt bald knopfförmig an und wächst nach hinten über den After vor (Fig. 304). Bei dem Herauswachsen des Schwanzes bildet er die Spitze des Schwanzes, und sein Material dient zur Verlängerung der Mesodermstreifen. Der Schwanzwulst der Gymnophionen entspricht nach seiner Entstehung wie nach seinem weiteren Schicksal dem Schwanzknopf des Selachier, Teleosteer und Amphibien.

Ursegmente, Vorniere und Urniere, Gonaden.

Die Mesodermstreifen zerfallen wie bei anderen Wirbeltieren in die Ursegmente und die Seitenplatten. Bei dem Stadium Fig. 297 sind im Anfangsteil des Rumpfabschnittes bei der Betrachtung des Embryo von unten schon 4 Ursegmente zu erkennen. Dabei ist als Besonderheit zu bemerken, daß das vierte Segment das größte ist[1]). Bei dem Embryo Fig. 298 sind etwa 8, bei demjenigen Fig. 299 schon zahlreiche Ursegmente gebildet. — Jedes Ursegment enthält eine schmale Ursegmenthöhle, welche mit der Leibeshöhle zusammenhängt. Man kann an jedem Ursegment drei Teile unterscheiden: 1) das Myotom, 2) das Sklerotom und 3) das Nephrotom[2]),

Das Myotom, welches hauptsächlich für die Bildung der segmentalen Musculatur bestimmt ist, wird von dem obersten Teile des Ursegments dargestellt (Fig. 301). Das Sklerotom wächst an der medialen Seite direct unter dem Myotom hervor (anfangs unter Bildung einer kleinen Ausstülpung) und stellt dann eine Mesenchymmasse dar (Fig. 302), aus welcher wie bei den anderen Wirbeltieren das Bindegewebe und das Skelet in der Umgebung der Chorda und des Medullarrohres hervorgehen. In dem Myotom schwindet die Ursegmenthöhle, und das Myotom trennt sich mitsamt dem Sklerotom von dem Nephrotom ab[3]).

Das Nephrotom wird durch den unteren Teil des Ursegmentes gebildet.

---

1) „Für die Segmentirung von Hypogeophis ergiebt sich das Resultat, daß nicht das 1. Segment das älteste ist, sondern daß das 4. zuerst sich anlegt, dann von hinten nach vorn das 3., 2. und 1. folgen, und jetzt erst das 5., 6. u. s. w. gebildet werden" (Brauer).

2) Man vergleiche die entsprechenden Verhältnisse bei den Selachiern p. 133.

3) Wie bei anderen Wirbeltieren geht aus den Myotomen die segmentale Musculatur hervor. — Beiläufig will ich bemerken, daß nach den Beobachtungen von Brauer die Ringel des Körpers der Gymnophionen ursprünglich den Muskelsegmenten entsprechen; es kommen aber dann bei einigen Arten secundäre Ringel hinzu, so daß bei diesen Arten am ausgebildeten Tier die segmentale Anlage der Ringel nicht mehr deutlich zu erkennen ist.

Die Nephrotome müssen eingehender betrachtet werden, da nach Brauer von ihnen sowohl die Bildung der Vorniere als auch die Anlage der Urniere ausgeht[1]). Die Vorniere beginnt am vierten Segment und erstreckt sich über 8–12 Segmente. Die Nephrotome der Vorniere erweitern sich, und jedes derselben bildet an seiner lateralen Wand ein kleines Divertikel (Fig. 301), welches zu einem Kanälchen sich verlängert. Die ersten drei dieser Kanälchen bilden durch Verschmelzung ihrer lateralen Enden den Vornierengang[2]); derselbe wächst dann selbständig (ohne Beteiligung des Ektoderms und

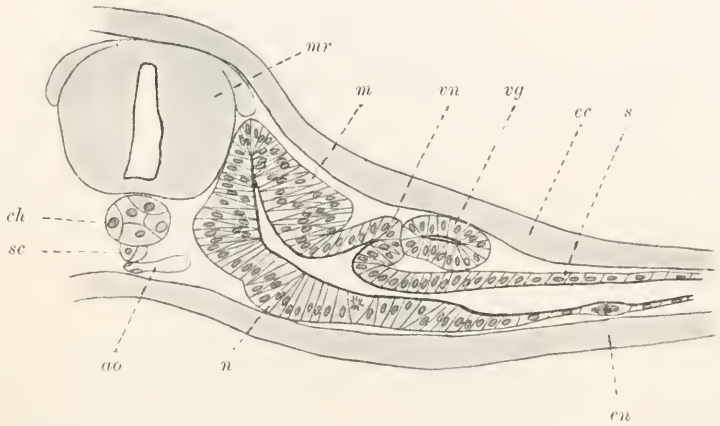


Fig. 301. Querschnitt durch das 9. Ursegment eines Embryo von Hypogeophis rostratus im Stadium von 29 Ursegmenten. (Nach Brauer.) Vergr. 192mal. *ao* Aorta, *ch* Chorda, *ec* Ektoderm, *en* Enteroderm, *m* Myotom, *mr* Medullarrohr, *n* Nephrotom 6 der Vorniere, *s* Somatopleura, *sc* Subchordalstrang, *vn* Vornierenkanälchen, *vg* Vornierengang.

Mesoderms) nach hinten, bis er die Kloake erreicht und in dieselbe mündet. Das vierte und die folgenden Vornierenkanälchen entstehen in derselben Weise wie die ersten; sie treten mit dem Vornierengang in Verbindung und öffnen sich in denselben. Die sämtlichen Nephrotome der Vorniere erweitern sich und werden als Vornierenkammern bezeichnet. An der medialen Wand jeder Vornierenkammer bildet sich ein Glomerulus, in welchen ein zuführendes Gefäß von der Aorta her eintritt und von welchem ein abführendes Gefäß austritt, um in die Verzweigungen der Cardinalvene zu münden. Die erste Vornierenkammer behält ihre ursprüngliche Verbindung mit der Leibeshöhle bei und erweitert dieselbe zu einer weiten Oeffnung; bei den übrigen Vornierenkammern bildet sich aus der ursprünglichen Verbindung mit der Leibeshöhle (meist nach vorübergehendem Verschluß) ein flimmernder Kanal, der Peritonealkanal. Es besteht also die Vorniere jederseits aus 8—12 Vornierenkammern, welche jeweils einen Glomerulus enthalten, jeweils durch einen kurzen flimmernden Kanal mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen und durch einen langen, am Anfangsteil ebenfalls flimmernden Kanal in den Vornierengang münden.

1) Betreffs des Baues der Vorniere und der Urniere der Gymnophionen verweise ich auf die Schriften von Spengel (1876) und Semon (1890, 1891).

2) Vergl. die Entstehung des Vornierenganges bei den anderen Amphibien p. 291) und bei den Petromyzonten (p. 85).

Semon faßte die Vornierenkammern der Gymnophionen als abgeschnürte Teile der Leibeshöhle auf. Diese Ansicht ist von derjenigen Brauer's nicht weit verschieden. Denn man kann die Nephrotome entweder als Teile der Ursegmente oder ebensogut als Teile der Leibeshöhle ansehen, auf welche die Segmentirung sich fortgesetzt hat. — Semon faßt die Malpighi'schen Körper der Urniere in gleicher Weise als abgeschnürte Teile der Leibeshöhle auf[1]). Er hat daher hinsichtlich der Excretionsorgane der Wirbeltiere folgende einleuchtende Theorie ausgesprochen. Ursprünglich gelangte das überschüssige Wasser des Körpers aus dem Blut in die Leibeshöhle und wurde durch die daselbst mündenden Harnkanälchen (Vornierenkanälchen oder Urnierenkanälchen) nach außen befördert. Allmählich fiel die Function der Wasserausscheidung mehr und mehr besonderen Abschnitten der Leibeshöhle zu, in welchen Glomeruli sich entwickelten und aus welchen die Vornierenkammern und die Malpighi'schen Körper der Urniere hervorgingen. Doch war die übrige Leibeshöhle zunächst von der Teilnahme an der excretorischen Function noch nicht völlig ausgeschlossen, wie die offenen Peritonealtrichter der Selachier- und Amphibienniere beweisen. Bei den höheren Wirbeltieren wurde die Zahl der Malpighi'schen Körper sehr vermehrt, sie allein übernahmen die Ausscheidung des Wassers, und die Peritonealtrichter verschwanden. Vergl. p. 293 Anm. 1.

Die Urniere entsteht nach Brauer ebenfalls aus den Nephrotomen. Die Urniere erstreckt sich anfangs vom 24. Segment bis zum 100.; die 6 vordersten Urnierenanlagen werden aber zurückgebildet. Die Nephrotome der Urniere verhalten sich ganz ähnlich wie diejenigen der Vorniere. Von jedem derselben bildet sich lateralwärts ein kleines Kanälchen, welches in den Vornierengang einmündet. Das Nephrotom giebt gewöhnlich seine Verbindung mit der Leibeshöhle auf (wie in Fig. 302). Die Nephrotome der Urniere erweitern sich nicht in dem Maße wie diejenigen der Vorniere. Jedes Nephrotom erhält einen Glomerulus und bildet so einen Malpighi'schen Körper der Urniere. Das Nephrotom tritt durch einen kurzen flimmernden Kanal mit der Leibeshöhle in Verbindung, und dieser Peritonealkanal liegt an der Stelle der ursprünglichen Verbindung des Nephrotoms mit der Leibeshöhle. Das Urnierenkanälchen, welches in den Vornierengang mündet, verlängert sich durch Wachstum und knäuelt sich auf (Fig. 303), auch vereinigt sich der am Anfang desselben gelegene flimmernde Trichter gewöhnlich mit dem Peritonealkanal, so daß der Strom von der Leibeshöhle direct in das Urnierenkanälchen geleitet wird. — Der anfangs streng segmentale Bau der Urniere wird durch Ausbildung von secundären, tertiären und späteren Abschnitten verwischt; diese entstehen durch Knospungsvorgänge, die secundären aus den Nephrotomen der primären, die tertiären aus den secundären u. s. w.

Brauer wird durch diese Beobachtungen zu dem Schlusse geführt, daß die ursprünglich segmentalen Teile der Vorniere und der Urniere als serial homologe oder homodyname Abschnitte eines und desselben Systems zu betrachten sind. „Man wird darin bestärkt, wenn man erkennt, daß die Segmente, welche zwischen der Vorniere und Urniere

1) Semon hält aber die Malpighi'schen Körper der Urniere nicht für serial homolog den Vornierenkammern, sondern betrachtet sie als eine zweite, dorso-lateral sich entwickelnde Serie von Kammern. In dieser Hinsicht ist also seine Auffassung von der nachher zu erwähnenden Ansicht von Brauer wesentlich verschieden.

vorhanden sind, dieselben mit einander verbinden, eine Discontinuität also nicht vorhanden ist. In ununterbrochener Folge von vorn nach hinten allmählich in der Region der Urniere fortschreitend, spielen sich

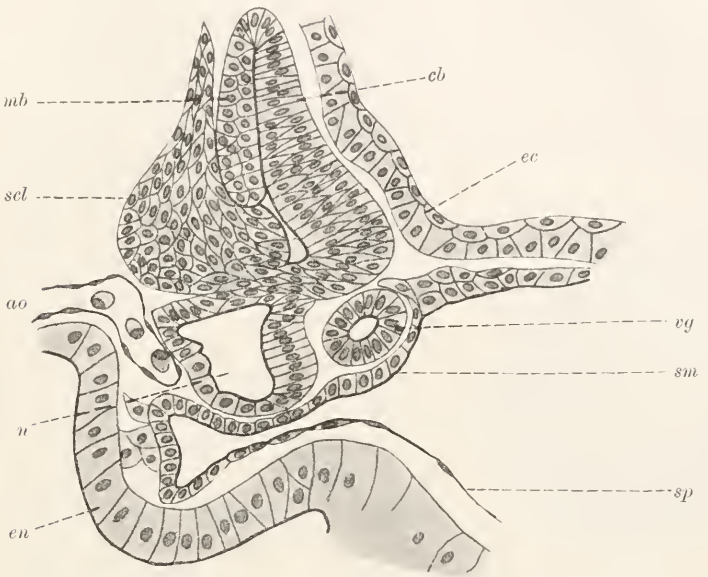


Fig. 302. Querschnitt durch ein Ursegment von Hypogeophis rostratus. (Nach Brauer.) Vergr. 240mal. *ao* Aorta, *cb* Cutisblatt des Myotoms, *ec* Ektoderm, *en* Enteroderm, *mb* Muskelblatt des Myotoms, *n* Nephrotom, *scl* Sklerotom, *sm* äusseres Blatt der Seitenplatten, *sp* inneres Blatt derselben, *vg* Vornierengang.

in der Zwischenzone ganz dieselben Processe ab, welche in den vorhergehenden und folgenden Segmenten zur Anlage von Nierenabschnitten führen. Es bilden sich auch hier Nephrotome aus. Die Thatsachen, daß dieselben sich nach kurzer Zeit wieder zurückbilden, daß die vordere und hintere Grenze dieser Zone sich um einige Segmente verschieben kann, und dann in diesen, in welchen sich Vornieren- bezw. Urnierenab-

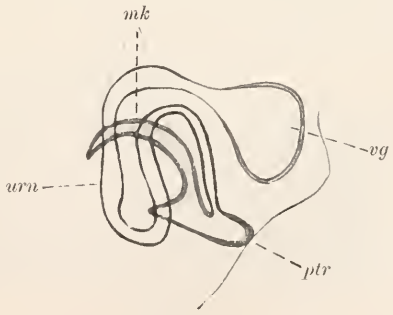


Fig. 303. Reconstruction eines Urnierenkanälchens aus Querschnitten. (Nach Brauer.) Vergr. 240mal. *mk* Malpighischer Körper (hervorgegangen aus dem Nephrotom), die halbkugelige Einbuchtung bedeutet den Glomerulus, *ptr* Peritonealtrichter (in die Leibeshöhle durchbrechend), *urn* Urnierenkanälchen, *vg* Vornierengang.

schnitte ausbilden können, die gleichen Verhältnisse auftreten wie in den mittlern Segmenten, daß weiter die Aorta, wenigstens in den vorderen Segmenten, Sprossen, Anlagen von Glomeruli, und die Venen Quergefäße in allen Segmenten bilden, diese Thatsachen lassen schließen, daß auch die Nephrotome der Zwischenzone einst zu Nierenabschnitten sich um-

gebildet haben, daß sie also die Rudimente derselben darstellen. Eine volle Bestätigung dieses Schlusses giebt Ichthyophis, dessen Entwickelung weniger abgekürzt ist als diejenige von Hypogeophis, indem hier diese Nephrotome sicher Anlagen von Urnierenkanälchen bilden, die vielleicht auch noch, wenigstens in der Mehrzahl, eine volle Ausbildung erfahren." — „Wir werden weiter dann auch die Nephrotome, welche sich in den ersten 4 Segmenten vor dem Ende des Vornierengangs abschnüren und wieder zurückbilden, in gleicher Weise beurteilen dürfen, und so ergiebt sich, daß die Gymnophionen ein Excretionssystem gehabt haben, welches sich durch fast den ganzen Rumpf, nämlich über 100 Segmente, erstreckte, welches einen streng segmentalen Bau besaß, in allen Abschnitten gleich entwickelt war und in Bezug auf die wesentlichen Punkte auch denselben Bau besaß. Dieses ursprüngliche Excretionssystem fasse ich als ein einheitliches, als einen „Holonephros" (Price) auf, von welchem sich erst später der vordere Teil zum Pronephros, der hintere Teil zum Mesonephros differenzirt hat."

Die Entstehung der Gonaden ist von Semon bei Ichthyophis beobachtet worden. Das Keimepithel bildet einen Streifen in dem parietalen Peritoneum, welcher medianwärts von der Urniere neben derselben entlang zieht. In diesem Streifen verdickt sich das Peritonealepithel, und man bemerkt in demselben die Genitalzellen. Das Keimepithel kommt dann auf eine entstehende Falte zu liegen, die Keimfalte, welche neben der Wurzel des dorsalen Mesenteriums sich erhebt; das Keimepithel befindet sich an der lateralen Seite der Falte. Bindegefäße und Gefäße wachsen reichlich in die Falte hinein, und der äußere Rand wird in Fettkörper verwandelt, während sich die Gonade an der lateralen Wand der Falte entwickelt.

Der Müller'sche Gang (Eileiter) entsteht nach den Beobachtungen von Semon unabhängig von der Vorniere und dem Vornierengang. Er wird durch eine wulstförmig vorspringende Peritonealwucherung gebildet, welche lateral von der Vorniere und Urniere gelegen ist. Das Ostium abdominale entsteht auf dieser Wucherung durch eine rinnenförmige, flimmernde Einsenkung des Peritonealepithels, während der folgende Teil des Kanales im Innern des Wulstes sich bildet.

Die Kiemen und die Larvenperiode.

Bei Fig. 304 bemerkt man an dem Kopfe des Embryo die Kiemenspalten. Von den Bögen des Visceralapparates erscheinen zuerst der Mandibularbogen und der Hyoidbogen. Dann werden dahinter nach einander die 4 Kiemenbögen sichtbar. Es brechen also 4 Kiemenspalten durch, und außerdem wurde durch Brauer auch die Existenz eines Spritzlochs nachgewiesen [1]). — Von dem Mandibularbogen wachsen die Oberkieferfortsätze vor, um die vordere Umrandung des Mundes zu bilden.

Auf dem 1. 2. und 3. Kiemenbogen entsteht jeweils in der Mitte des Bogens ein kleines Knöpfchen, welches zu einer großen Kieme

1) Das Auftreten eines vorübergehend vorhandenen Spritzloches ist in phylogenetischer Hinsicht von großem Interesse, da die Amphibien von Fischen abstammen (p. 234) und das Spritzloch nicht nur bei Selachiern, sondern auch bei Störlarven vorkommt (p. 157).

auswächst; dies sind die 3 gefiederten, äußeren Kiemen, welche von Fritz Sarasin und Paul Sarasin zuerst beobachtet wurden. Bemerkenswert ist, daß Brauer auch am Mandibularbogen und am Hyoidbogen (Fig. 304) jeweils auf der Mitte des Bogens ein kleines Knöpfchen fand, welches die Anlage einer rudimentären Kieme zu sein scheint (vergl. das Bild des Selachierembryo Fig. 121 auf p. 144). — Man sieht die 3 Paare langer äußerer Kiemen auf Fig. 8 der Tafel bei einem Embryo von Ichthyophis glutinosus in natürlicher Größe.

Diejenigen Kiemenbögen, welche die großen Kiemen tragen, verwachsen äußerlich mit einander, aber unmittelbar hinter denselben bildet sich ein großes Kiemenloch aus, durch welches die Kiemenhöhle nach außen mündet [1]). Später verschwinden die äußeren Kiemen, und findet die Atmung durch die inneren Kiemen statt. Der Embryo steht also dann auf der Stufe der Cryptobranchiata (Derotremen, vergl. p. 234), bei welchen jederseits ein Kiemenloch vorhanden ist. — Bei Hypogeophis schließt sich das Kiemenloch bald nach der Rückbildung der Kiemen; der Embryo schlüpft um diese Zeit aus der Eihülle aus und führt fortan die gleiche Lebensweise wie die erwachsenen Tiere.

Fig. 304. Embryo von Hypogeophis rostratus zur Zeit des Hervorwachsens des Schwanzes und der Ausbildung der Kiemenspalten. (Nach Brauer.) Am Kopfe sieht man die Nasengrube (dunkel), das Auge (hell), den Mandibularbogen und den Hyoidbogen (beide ziemlich breit), sowie zwei folgende Kiemenbögen.

Bei Ichthyophis leben die Larven in Flüssen und Bächen; sie schlüpfen aus der Eihülle aus, nachdem die äußeren Kiemen geschwunden sind und nur das Kiemenloch sichtbar ist; sie haben zu dieser Zeit ungefähr eine Länge von 7 cm. Die Larven sind aalähnlich und besitzen in Anpassung an das beginnende Wasserleben am Schwanzende einen Flossensaum [2]). Es läßt sich erkennen, daß die Larven Wasser durch den Mund einnehmen und durch das Kiemenloch austreten lassen. Außerdem ist aber in der Larvenperiode auch die Lungenatmung schon im Gang, denn die Tiere kommen von Zeit zu Zeit an die Oberfläche, um Luft zu schöpfen [3]).

Während des Larvenlebens wachsen die Tiere beträchtlich heran (bis zu einer Länge von 17 cm oder mehr), dann geht das Tier aus dem Wasser und nimmt die Lebensweise der erwachsenen Tiere an. Damit hängen einige Veränderungen der Organisation zusammen: das Kiemenloch schließt sich, der Flossensaum schwindet, die Tentakel erscheinen, die Sinnesorgane der Seitenlinie und die übrigen Hautsinnesorgane [4]) gehen zu Grunde, während die Haut eine beträchtliche Veränderung ihrer Structur erfährt.

---

1) Diese Vorgänge sind noch nicht ganz aufgeklärt.

2) Siehe Fig. 305. Der Flossenraum fehlt bei Hypogeophis, da die Larven in der Eihaut bleiben und das Wasserleben ausfällt.

3) In dieser Hinsicht erinnern also die Larven an die Dipnoer und an manche Ganoiden (Amia und Lepidosteus, p. 162 u. 166).

4) Die Hautsinnesorgane der Larve sind von Fritz Sarasin und Paul Sarasin genau beschrieben (l. c.).

Schließlich mag hier noch anhangsweise die in phylogenetischer Hinsicht bedeutungsvolle Thatsache erwähnt werden, daß bei den Embryonen der Gymnophionen rudimentäre Anlagen von Extremitäten beobachtet wurden. P. und F. Sarasin fanden bei Embryonen von Ichthyophis einige Zeit vor dem Ausschlüpfen jederseits vor der Kloakenöffnung einen kleinen Höcker, welcher offenbar die Anlage der hinteren Extremität ist (Fig. 305); derselbe verschwindet bald. Brauer fand bei Embryonen von Hypogeophis rostratus an entsprechender Stelle einen allerdings nicht so deutlich ausgeprägten, flachen Höcker; er entdeckte ferner ganz nahe an den äußeren Kiemen hinter denselben ein

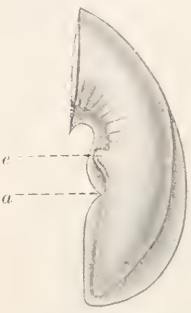


Fig. 305. Hinterende des auf Fig. 8 der Tafel dargestellten Embryo von Ichthyophis glutinosus. (Nach P. u. F. Sarasin.) Man sieht den Flossensaum, die Stelle des Afters (*a*) und die rudimentäre hintere Extremität (*e*).

kleines vorspringendes Knöpfchen, welches höchst wahrscheinlich die rudimentäre Anlage der vorderen Extremität darstellt.

Litteratur über die Entwickelung der Gymnophionen.

Brauer, August, *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. I, II u. III. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 10, 1897, Bd. 12, 1899 und Bd. 16, 1902.*

— Zur Kenntnis der Entwickelung der Excretionsorgane der Gymnophionen. Zool. Anz., Bd. 23, 1900, p. 353—358.

Burckhardt, R., *Untersuchungen am Hirn u. Geruchsorgan von Triton u. Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 52, 1891.*

Field, H. H., *Zur Entwickelung der Harnblase bei den Cäcilien. Anat. Anz., Bd. 9, 1894, p. 764—766.*

Fürbringer, M., *Zur vergl. Anatomie und Entwickelungsgesch. der Excretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrb., Bd. 4, 1878.*

Göldi, E. A., *Ueber die Entwickelung von Siphonops annulatus. Zool. Jahrb., Syst. Abt., Bd. 12, 1899, p. 170—173. (Betrifft die Eiablage.)*

Greeff, R., *Ueber Siphonops Thomensis. Beitrag zur Kenntnis der Cäcilien. Sitzungsber. d. Ges. zur Beförderung d. ges. Naturwiss. zu Marburg, Jan. 1884.*

Peter, Karl, *Die Wirbelsäule der Gymnophionen. Med. Diss., Freiburg i. B. 1894.*

— Die Entwickelung des Schädels von Ichthyophis. Morphol. Jahrb., Bd. 25, 1898.

Peters, *Eine junge Caecilia glutinosa. Monatsber. d. Berl. Akad., 1864.*

— Ueber die Entwickelung der Cäcilien. Ebenda, 1874 u. 1875.

Sarasin, Paul *und* ***Sarasin, Fritz,*** *Ergebnisse wissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. 2. Bd. Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle, Wiesbaden 1887—1891.*

Semon, R., *Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Entwickelung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus, Jena 1891. (Jenaische Zeitschr., Bd. 26.)*

— Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere etc. Anat. Anz., Bd. 5, 1890, p. 455—481.

Spengel, J. W., *Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg, Bd. 3, 1876.*

Wiedersheim, R., *Die Anatomie der Gymnophionen, Jena 1879.*

X. CAPITEL.

Amnioten.

Obgleich die höheren Wirbeltiere (Amniota) nicht zu dem Thema dieses Buches gehören, möchte ich doch noch die Verbindung mit denselben herstellen, und die wichtigsten Entwickelungsvorgänge der Amnioten aus den entsprechenden Vorgängen der niederen Wirbeltiere ableiten.

Zu den höheren Wirbeltieren gehören die Klassen der

Reptilia, Kriechtiere,
Aves, Vögel,
Mammalia, Säugetiere.

Die Vögel und die Säugetiere stammen von Reptilien ab, allerdings aus verschiedenen Zweigen des paläontologisch sehr mannigfaltig entwickelten Reptilienstammes. Dementsprechend stimmt die Entwickelung der Vögel und der Säugetiere in den wesentlichsten Zügen mit derjenigen der Reptilien überein. Die Entwickelungsgeschichte der Reptilien (welche bei den einzelnen Ordnungen derselben einige Verschiedenheit zeigt) ist für das Verständnis der Entwickelung der übrigen Amnioten von grundlegender Bedeutung.

Andererseits sind die Reptilien auf das engste mit den Amphibien verwandt. Bei den fossilen Formen ist die Grenze zwischen diesen beiden Klassen oft nicht zu bestimmen. Da die Amphibien von beschuppten Urformen abstammen (p. 234) und in der Ordnung der Gymnophionen die Beschuppung noch beibehalten haben, kann die Beschuppung der Reptilien in phylogenetischer Hinsicht keine tiefgehende Scheidung begründen. Der wichtigste Unterschied zwischen den Amphibien und den Reptilien liegt eben auf dem Gebiet der Entwickelungsgeschichte. Die Reptilien besitzen ein eigentümlich gebautes Ei, wie es in ähnlicher Art nur den Vögeln und den niedersten Säugetieren zukommt. Die ganze Entwickelung der Reptilien läuft innerhalb der Eischale ab. Mit dieser Thatsache stehen die übrigen Eigentümlichkeiten der Reptilienentwickelung in ursächlichem Zusammenhang: der große Dottergehalt der Eizelle, die Entstehung von Amnion und Allantois und das Fehlen der äußeren Kiemen.

Wollen wir die Entwickelungsgeschichte der höheren Wirbeltiere aus derjenigen der niederen erklären, so kommt es also vor allem

darauf an, die Entwickelungsweise der Reptilien aus derjenigen der Amphibien abzuleiten.

Das Ei der Reptilien und Vögel.

Die meisten Reptilien legen ihre mit einer pergamentartigen oder harten Kalkschale bekleideten Eier in vorgefundene oder selbst gegrabene Löcher unter die Erde oder zwischen Moos oder Laub ab, ohne sich weiter um dieselben zu kümmern. Bei einigen Reptilien wird die Eischale sofort nach dem Ablegen des Eies gesprengt, und schlüpft das Junge aus; bei wenigen Arten findet dies schon im Mutterleibe statt, so daß die Tiere lebendig gebärend sind. Bei manchen Riesenschlangen bleibt das Weibchen über den abgelegten Eiern wochenlang aufgeringelt liegen, ein Verhalten, welches zum Schutz der Eier dient und einerseits mit der Brutpflege mancher Amphibien (insbesondere der Gymnophionen, p. 315) Aehnlichkeit hat, andererseits an das Brüten der Vögel erinnert. Auch bei den Crocodilen findet eine Art von Brutpflege statt, indem die Eier in selbstgescharrten Gruben abgelegt, meist auch mit Erde oder Pflanzenteilen bedeckt werden, und bei manchen Arten das Weibchen des Nachts auf dem Neste schläft, außerdem auch die Eier herausscharrt, wenn die Jungen ausschlüpfen; die Jungen folgen dann der Mutter, um an das Wasser zu gelangen[1]).

Die Eier der Reptilien und Vögel zeigen im Bau eine weitgehende Uebereinstimmung. Wir wollen als Beispiel dieser Eier das Hühnerei etwas genauer betrachten. Die äußere Schutzhülle ist die bekannte harte kalkige Schale[2]), welche von einem unteren Abschnitte des Eileiters, dem sogenannten Uterus, ausgeschieden wurde; die Schale ist porös, so daß ein Luftwechsel durch dieselbe stattfinden kann, und die Atmung des sich entwickelnden Hühnchens ermöglicht ist. Unter der Schale folgt die Schichte des zähflüssigen Eiweißes, welche in dem oberen Teile des Eileiters gebildet wurde[3]); sie hat eine große Bedeutung für die Ernährung des Embryo. Die Eiweißschichte ist nach außen durch eine Eiweißhaut, die sogenannte Schalenhaut, begrenzt; diese Haut besteht aus zwei Lamellen, von welchen die innere an dem Pole des Eies der Kalkschale nicht anliegt und so die Luftkammer[4]) frei läßt. Eine innere Schichte des Eiweißes ist etwas verdichtet und geht in die sogenannten Hagelschnüre

1) Brehm's Tierleben, 3. Aufl., 7. Bd., bearbeitet von Boettger und Pechuël-Loesche, p. 489 und 514. — A. Voeltzkow, Ueber Eiablage und Embryonalentwickelung der Crocodile. Sitzungber. d. Berliner Akademie, 1891, VII, und 1893, XXIII.

2) Die Kalkschale des Vogeleies besteht aus 2 Proc. organischer Substanz und 98 Proc. kohlensaurem Calcium. Die weichere pergamentartige Schale des Reptilieneies enthält mehr organische Substanz und weniger Kalk.

3) An dem Eileiter des Huhnes können vier Abschnitte unterschieden werden: 1) ein oberster, mit Flimmerepithel bekleideter Abschnitt, welcher durch das Ostium tubae die Eizelle aufnimmt und in welchem die Befruchtung erfolgt; 2) ein langer drüsiger Abschnitt, welcher das Eiweiß secernirt; 3) ein etwas ausgeweiteter, mit kleinen Zotten bedeckter Teil, welcher die Eischale bildet (Uterus); 4) ein kurzer, verengter Endteil, welcher den Eileiter gegen die Kloake abschließt und durch welchen das Ei bei der Ablage hindurchgeht.

4) Die Luftkammer tritt in dem Ei bald nach seiner Ablage auf, offenbar weil sich das Volumen des Eiweißes infolge der Verdunstung etwas vermindert; die Luftkammer vergrößert sich während der Bebrütung und ist für die Atmung des sich entwickelnden Hühnchens von Bedeutung.

(Chalazen) über, welche in der Richtung der Längsachse des Eies verlaufen und die Eimembran mit der Eizelle in dem Eiweiß suspendirt halten.

Die Hagelschnüre gestatten der Eizelle eine drehende Bewegung um die Längsachse des Eies: daher stellt sich die Dotterkugel immer

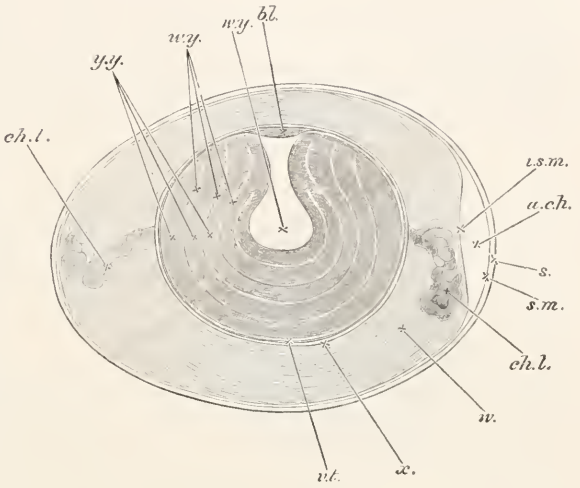


Fig. 306. Schematischer Längsschnitt durch ein frisch gelegtes Hühnerei. (Nach Allen Thomson aus Balfour.) *a.ch* Luftkammer, *bl* Blastoderm, *ch.l* Hagelschnüre (Chalazen), *i.s.m* inneres Grenzhäutchen der Eiweißschichte, *s.m* äußeres Eiweißhäutchen, *s* Schale, *v.t* Eimembran (Dotterhaut), *w* Eiweiß, *w.y* weißer Dotter; derselbe bildet eine Lage unter dem Blastoderm, außerdem eine flaschenförmige Masse in der Mitte des Eies (Latebra), ferner dünne konzentrische Schichten im gelben Dotter, *y.y* gelber Dotter, *x* dünnflüssige Eiweißschichte unmittelbar über der Eimembran.

so ein, daß die leichtere Hälfte nach oben steht und daß folglich der sich entwickelnde Embryo immer oben liegt.

Von den Eiweißschichten umschlossen liegt in der Mitte des Eies die Eizelle. Sie hat infolge der eingelagerten Dotterkügelchen eine gelbe Farbe (Eigelb). Die Eizelle ist umschlossen von einem Häutchen, welches der Eimembran der niederen Wirbeltiere entspricht. Dasselbe wird als Dotterhaut bezeichnet. Am oberen Pol der Eizelle ist eine Keimscheibe vorhanden, welche als ein kleiner weißlicher Fleck auf dem Dotter zu sehen ist (Discus proligerus, auch Hahnentritt oder Narbe, Cicatricula genannt). Die Furchung verläuft discoidal und ist also auf die Keimscheibe beschränkt. Bei frisch gelegten befruchteten Hühnereiern ist die Furchung schon beendet; es ist schon eine Masse von Furchungszellen, ein Blastoderm, vorhanden.

Die Dottermasse der Eizelle ist nicht gleichmäßig in der Eizelle verteilt, sondern zeigt folgende Anordnung. Man kann zwei Arten des Dotters unterscheiden, den weißen Dotter und den gelben Dotter, deren Farbunterschied auf geringen Verschiedenheiten der kleinen Dotterkügelchen beruht. Der weiße Dotter breitet sich unter der Keimscheibe aus und bildet sozusagen das Lager derselben. Er erstreckt sich außerdem nach der Mitte der Eizelle in die Tiefe und bildet eine flaschenförmige Masse, deren kolbenartige Anschwellung (Latebra) in der Mitte der Eizelle liegt (Fig. 306).

Die Säugetiere haben wahrscheinlich in früherer Zeit ebensolche Eier gehabt wie die Reptilien und Vögel. Dies wird bewiesen durch die Eier der Monotremen (Echidna, Ameisenigel und Ornithorhynchus,

Schnabeltier), welche eine Schale und eine Eiweißschichte besitzen [1]). Bei den anderen Säugetieren haben die Eischale und die Eiweißschichte ihre Bedeutung verloren, da die Entwickelung größtenteils oder ganz in dem Uterus abläuft; daher ist die Eischale verkümmert.

Bei den Monotremen ist die Eizelle reichlich mit Dotter beladen und furcht sich nach dem discoidalen Typus wie bei den Reptilien und Vögeln. Aber bei den übrigen Säugetieren ist die Menge des Dotters relativ gering, und folglich ist an die Stelle der partiellen Furchung wieder eine totale Furchung getreten (vergl. p. 21). Die Bildung des Primitivstreifens sowie die Entstehung von Amnion und Allantois weisen jedoch deutlich darauf hin, daß alle Eier der Säugetiere sich früher nach Art der Reptilien- und Vogeleier entwickelten.

Das Ei der Amnioten ist von dem Ei der Amphibien abzuleiten. Die Eiweißschichte ist aus der Gallertschichte hervorgegangen, welche das Ei der Amphibien umgiebt; sie wird wie diese durch Absonderung des Eileiters gebildet. Während die Gallerte bei den Amphibien nur zum Schutze dient, ist die entsprechende Schichte des Amnioteneies zu einer Nährschichte geworden.

Unter den Amphibien hat das Ei der Gymnophionen die größte Aehnlichkeit mit dem Ei der Amnioten. Wie beim Vogelei (Fig. 306) oben unter der Keimscheibe eine Schichte weißen Dotters lagert und von derselben eine Fortsetzung in das Innere des Eies geht, um in der Mitte des Eies zu einer kugelförmigen Masse von weißem Dotter anzuschwellen (Latebra), so zeigt das Ei der Gymnophionen den feinkörnigen Dotter in ähnlicher Anordnung, wie schon früher dargelegt wurde (p. 315).

Sodann besitzt das Ei mancher Amnioten (z. B. Vögel) die sogenannten Chalazen (Hagelschnüre), gedrehte Stränge aus Eiweiß, welche die Eizelle in dem Eiweiß festhalten, aber doch die Drehung um die Längsachse des Eies zulassen. Solche gedrehte Stränge fanden P. und F. Sarasin auch bei dem Ei der Gymnophionen, wo sie die einzelnen Eier der Eierschnur verbinden (vergl. p. 316).

Man kann sich also die phylogenetische Entstehung des Amnioteneies in folgender Weise vorstellen. Ursprünglich wurde in jedem Eileiter eine Eierschnur gebildet, ähnlich wie bei den Kröten. Dann wurden die Eier in der Eierschnur durch Chalazen verbunden wie bei den Gymnophionen. Gleichzeitig wurden die Eier größer und nahm die Eierschnur ein perlschnurförmiges Aussehen an. Sodann wurde auf der Gallerte zum Schutz gegen das Eintrocknen eine feste Schichte gebildet, in welche Kalk eingelagert war. Diese kalkige Eischale wurde allmählich dicker und widerstandsfähiger ausgebildet, und

1) Semon hat über das Ei von Echidna Folgendes berichtet: Der Durchmesser des Eies beträgt zur Zeit der ersten Entwickelungsvorgänge 4,5—5 mm, der Durchmesser der darin befindlichen Eizelle 3,5—4 mm. Die Eiweißschichte ist also sehr dünn. Der Durchmesser des Eies wächst während der weiteren Entwickelung, so daß der Durchmesser des abgelegten Eies etwa 15 mm beträgt. Die Eischale besteht aus Keratin und ist nicht verkalkt. Die Eizelle besitzt einen ähnlichen Bau wie das Vogelei. Insbesondere zeigt der weiße Dotter dieselbe Anordnung wie beim Vogelei, indem er ein Lager unter der Keimscheibe bildet und sich in das Innere des Eies hinein erstreckt und im Centrum desselben eine Latebra bildet. (Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, 2. Bd., Monotremen und Marsupialier, Jena 1894—1897.)

gleichzeitig wurden die einzelnen Eier der perlschnurartigen Eierschnur von einander getrennt[1]).

Der Erwerb der festen und doch porösen Kalkschale ist als eine Anpassung an das Leben auf dem Lande anzusehen. Die Kalkschale gewährt dem Ei Schutz gegen mechanische Beschädigung, sie verhindert bei einigermaßen feuchter Luft das Austrocknen und gestattet dennoch die Atmung des Embryo.

Als die ursprünglichen Amnioten die feste Eischale erworben hatten, war es für das Bestehen der Art vorteilhaft, daß die Entwickelung innerhalb der Eischale möglichst weit vor sich ging. Infolge dessen wurden diejenigen Stadien, welche die meisten Amphibien als freilebende Larven durchlaufen, auch in das Ei verlegt[2]). Die lange Entwickelung innerhalb der Eischale machte aber eine große Dottermasse notwendig. Außerdem wurde dann zur weiteren Ernährung die reichliche Eiweißschichte beigegeben.

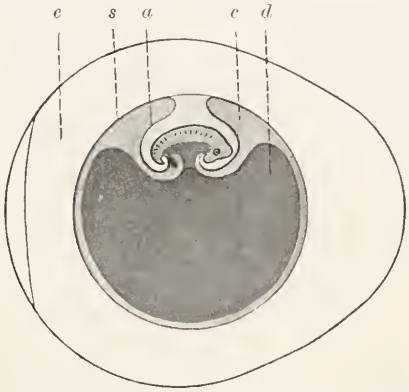


Fig. 307. Schema der Entstehung des Amnions. *a* Amnionblatt, *c* extraembryonale Leibeshöhle (Cölom), *d* Dotterkugel, *e* Eiweißschichte, *s* seröses Blatt der Amnionfalte. Der Dottersack und der Darmkanal sind durch dunklen Ton bezeichnet.

Die Bildung des Amnions und der Allantois hängt ebenfalls mit des Beschaffenheit des Eies ursächlich zusammen. Die Entstehung des Amnions kann in phylogenetischer Hinsicht als eine Folge des großen Dottersackes betrachtet werden. Denn das Amnion entsteht ursprünglich lediglich dadurch, daß der Embryo während der allmählichen Resorption des Dotters in die Dottermasse einsinkt[3]). Da das Ektoderm und die derselben anliegende Somatopleura an dem Einsinkungsvorgang nicht in gleichem Maße teilnimmt, entsteht eine Falte

1) Wäre die Trennung der Eier nicht erfolgt, so wäre die Eierschnur in dem Maße, wie die Kalkschale dicker wurde, unbiegsam und starr geworden. — Es kommt bei Schlangen ausnahmsweise (als Abnormität) noch vor, daß die abgelegten Eier zusammenhängen, also eine perlschnurartige Kette bilden. Auch bei den Hühnereiern findet man in einzelnen seltenen Fällen 2 Eier durch einen Strang hantelartig verbunden. — Gleichzeitig mit der Vergrößerung der einzelnen Eier trat eine Verminderung der Zahl der Eier ein. Bei den Vögeln wurde außerdem die periodische Ablage zahlreicher Eier durch die successive Ablage einzelner Eier ersetzt, wodurch die größte Ausbildung des einzelnen Eies ermöglicht ist.

2) Daraus ergehen sich zwei große Vorteile. Erstens werden die Gefahren vermieden, welchen freilebende Larven ausgesetzt sind, und zweitens kann die Species in jeder Gegend leben, auch da, wo kein stehendes oder fließendes Wasser vorhanden ist.

3) Ich teile diese schon von vielen älteren Autoren ausgesprochene Ansicht. Semon hat gegen dieselbe den Einwand erhoben, daß der Embryo ein geringeres specifisches Gewicht hat als die Dottermasse. Jedoch kommt, wie ich glaube, der Unterschied des specifischen Gewichtes nicht in Betracht; denn der Embryo sinkt nicht infolge seines Gewichtes ein, sondern infolge der unter ihm stattfindenden Resorption des Dotters, ebenso wie die Gefäße auf dem Dottersack der Teleosteer (an der Unterseite wie an der Oberseite desselben) in den Dotter sich eingraben. Ferner mag bei dem Einsinken auch die Krümmung des Embryo ursächlich in Betracht kommen, wie dies Selenka hervorgehoben hat; insbesondere der Kopf

rings um den Embryo [1]); diese schließt sich über dem Embryo zusammen und erlangt dadurch auch eine Nützlichkeit als Schutzhülle. Daher kann die weitere Ausbildung des Amnions unter dem Einfluß der natürlichen Zuchtwahl vor sich gegangen sein.

Das äußere Blatt der Amnionfalte wird seröse Hülle (Serosa) genannt, das innere bildet das Amnion. Zwischen dem äußeren Blatt und dem inneren Blatt entsteht ein großer Hohlraum, welcher als außerembryonaler Teil der Leibeshöhle aufzufassen ist (Fig. 307). Dieser Hohlraum mag auch für die Ernährung des Embryo von Nutzen sein, wenn lösliche Substanzen aus der Eiweißschichte durch die Serosa in die Leibeshöhle diffundiren.

Die Entstehung der Allantois steht ebenfalls mit dem Bau des Eies in Beziehung. Da der Embryo innerhalb der Eischale eine beträchtliche Größe erreicht, und die Atmung durch die poröse Eischale hindurch nicht ganz leicht ist, so muß ein reichliches Gefäßnetz unter der Eischale sich ausbreiten. Die Serosa (welche der Schale am nächsten ist) kann dieses Gefäßnetz nicht liefern, da das äußere Blatt der Amnionfalte vom Mesoderm nur die Somatopleura enthält, und bei allen niederen Wirbeltieren nicht die Somatopleura, sondern die Splanchnopleura der Träger der Gefäße ist [2]), wie in den früheren Capiteln oft gezeigt wurde (vergl. die Selachier, Teleosteer und Amphibien). Es muß also das unerläßliche Gefäßnetz an anderen Organen zur Entwickelung kommen.

Zunächst entwickelt sich also das Gefäßnetz auf dem Dottersack, welches ja schon bei den niederen Wirbeltieren eine große Rolle spielt. Die Gefäße auf dem Dottersack sind bei den Reptilien, den Vögeln und auch bei den niederen Säugetieren für die Respiration des Embryo in den frühen Entwickelungsstadien [3]) von der größten Wichtigkeit. Aber da der Dottersack während der Entwickelung immer kleiner wird, nimmt die Bedeutung des Gefäßsystems des Dottersackes allmählich ab, während das Sauerstoffbedürfnis des wachsenden Embryo immer zunimmt. Daher wird ein anderes Organ zum Träger des außerembryonalen Gefäßsystems entwickelt, nämlich die Allantois.

Der phylogenetische Ursprung der Allantois ist nicht ganz aufgehellt, da ein entsprechendes Organ bei den Embryonen der niederen Wirbeltiere nicht auftritt. Ob die Allantois der Amnioten der Harnblase der Amphibien homolog ist, scheint mir unentschieden.

Die Allantois entsteht als eine Ausstülpung vom Enddarme aus (Fig. 327). Da später aus dem proximalen Teile des Allantoisganges die Harnblase entsteht, so kann man die Allantois als eine enorm

---

des Embryo drückt sich infolge der Kopf- und Nackenbeuge tief in den Dotter ein, und kann man die Bildung der vorderen Amnionfalte mit dieser Thatsache in Verbindung bringen. — Wenn bei einem Amniotenei die Eiweißschichte dünn ist und die Schale fest, so muß sich der entstehende Embryo unbedingt in die Dottermasse einsenken, da er keinen Raum hat, sich über die Dotterkugel zu erheben.

1) Anfangs entsteht eine vordere und eine hintere Amnionfalte; diese beiden Falten fließen dann zu einer Ringfalte zusammen.

2) Theoretisch besteht wohl die Möglichkeit, daß in der Somatopleura reichliche Gefäße sich entwickeln, aber die phylogenetische Entwickelung berücksichtigt nicht alle theoretischen Möglichkeiten, sondern baut auf der Grundlage der gegebenen Verhältnisse weiter.

3) Ich verweise hinsichtlich der niederen Säugetiere auf die Beobachtungen von Semon bei Echidna und diejenigen von Selenka an Beuteltieren. Semon hat einen Embryo von Echidna abgebildet, bei welchem die Allantois nahezu dieselbe Größe hat wie der Dottersack, wobei der Dottersack an der linken, die Allantois an der rechten Seite des Embryo liegt und beide annähernd in gleicher Weise mit Blutgefäßen bedeckt sind.

vergrößerte Harnblase auffassen, welche (in Anbetracht der besonderen Bedeutung während der Entwickelung) sehr früh angelegt wird. In der phylogenetischen Entwickelung der Allantois hat wahrscheinlich ein Functionswechsel stattgefunden. Zuerst war sie vermutlich nur dazu bestimmt, die in der Urniere ausgeschiedene Flüssigkeit aufzunehmen; dabei dehnte sie sich stark aus und trat weit in den extraembryonalen Teil der Leibeshöhle vor. Dadurch erlangten die an ihr befindlichen Gefäße auch eine respiratorische Bedeutung. Es fand nun eine Weiterentwickelung der neuen Function statt, welche sehr wohl unter der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl geschehen sein kann: die Allantois breitete sich unter der Eischale aus (Fig. 308), erhielt zahlreiche Gefäße und wurde so zu dem hauptsächlichen Atmungsorgan des Embryo.

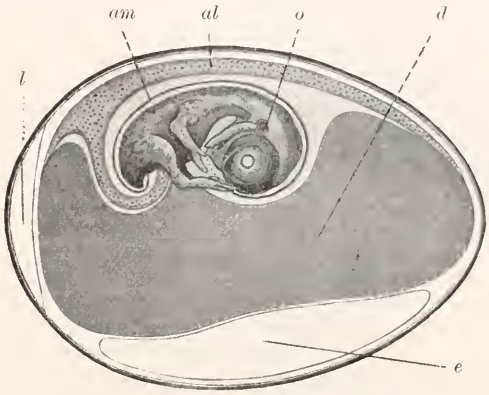


Fig. 308. Hühnerei, am 9. Tage der Bebrütung aufgeschnitten. (Nach A. M. Marshall, 1893.) *al* Allantois, *am* Amnion. *d* Dottersack, *e* Eiweiß, *l* Luftkammer, *o* Ohröffnung.

Bei den placentalen Säugetieren erhielt die Allantois nochmals eine neue Function. Da bei den placentalen Säugetieren keine Eischale vorhanden ist, legt sich die Allantois mit der darüberliegenden Serosa der Wand des Uterus an und erzeugt die Placenta. So vermittelt sie nicht allein die Sauerstoffzufuhr, sondern auch die Ernährung des Embryo.

Bekanntlich treten bei den Embryonen der Amnioten wohl Kiemenspalten auf (Fig. 309 u. 310), aber an den Kiemenbögen erscheinen keine Kiemen. Dieses Fehlen der Kiemen bedarf einer besonderen Erklärung, besonders deshalb, weil bei den Amphibien große äußere Kiemen auch dann vorkommen, wenn die ganze Entwickelung innerhalb der Eischale oder im Uterus abläuft. Es läßt sich die Ansicht begründen, daß das Fehlen der Kiemen mit der Bildung des Amnions in ursächlicher Beziehung steht. Denn zu der Zeit, wenn der Embryo so weit entwickelt ist, daß sich Kiemen bilden könnten, ist derselbe schon von dem Amnion umschlossen, da die Amnionfalten sehr früh auftreten (Fig. 307). Die Kiemen würden also nicht unter der Eischale sich ausbreiten können, sondern sie wären in der Amnionhöhle eingeschlossen, wo eine respiratorische Function derselben nahezu unmöglich ist. Als ganz nutzlose Organe konnten sie rudimentär werden, und es trat embryologisch eine cenogenetische Verkürzung der Entwickelung in der Weise ein, daß an den Kiemenbögen gar keine Kiemen mehr angelegt wurden.

Es geht aus dem Gesagten hervor, daß die wichtigsten Eigentümlichkeiten der Amnioten, nämlich die Beschaffenheit des Eies, das Auftreten des Amnions und der Allantois sowie das Fehlen der Kiemen

zusammen eine ursächlich verknüpfte Gruppe von Merkmalen bilden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Amnioten monophyletisch entstanden sind und daß schon bei den gemeinsamen Stammformen diese Gruppe von Merkmalen sich ausbildete.

Fig. 309.

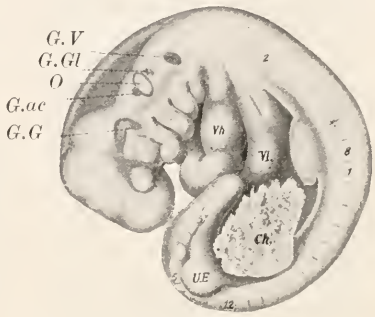


Fig. 310.

Fig. 309. Embryo eines Reptils. Hatteria punctata. Nach einem Präparat von Schauinsland, gezeichnet von Keibel. (Aus O. Hertwig's Handbuch.) Vergr. 10. Man sieht die Kiemenbögen und Kiemenspalten.

Fig. 310. Embryo des Menschen, etwa 23 Tage alt. (Nach His.) Vergr. 10. Man sieht die Kiemenbögen und die Kiemenspalten. *G.V* Ganglion des Vagus, *G.Gl* Ganglion des Glossopharyngeus, *O* Ohrbläschen, *G.ac* Ganglion des Acusticus, *G.G* Ganglion Gasseri, *Vh* Vorhof des Herzens, *U.L* Gegend der Leber. *U.E* wulstförmige Anlage der unteren Extremität, *Ch* Querschnitt des Nabelstranges.

Die Gastrulation bei den Reptilien.

Die Furchung der Reptilien und Vögel verläuft discoidal und ist derjenigen mancher niederen Wirbeltiere so ähnlich, daß ich sie hier übergehen kann. Es bleibt also nur die Gastrulation und die Keimblätterbildung zu besprechen.

Die ersten Furchungsbilder der Reptilien und Vögel gleichen annähernd denjenigen der Selachier (p. 110) und Teleosteer [1]). Die Furchung der Gymnophionen besitzt, soweit sie bekannt ist, mit derjenigen der Reptilien und Vögel die größte Aehnlichkeit.

Am Ende der Furchung ist bei den Reptilien, den Vögeln und den monotremen Säugetieren Folgendes zu beobachten. Die Keimscheibe ist in eine Menge von Furchungszellen zerlegt. Die obersten Furchungszellen schließen sich zu einem Epithel zusammen, darunter liegen größere und stärker dotterhaltige Furchungszellen, und unter diesen findet man noch Kerne im weißen Dotter zerstreut (man vergleiche die Bilder der Gymnophionen Fig. 284 und 285). Diese Kerne,

1) Auch die Befruchtung verläuft bei den Reptilien ganz ähnlich wie bei den Selachiern. Wie Oppel (1891) gezeigt hat, findet bei vielen Reptilien (vielleicht bei allen) Polyspermie statt; von den zahlreichen Spermakernen kommt aber nur einer mit dem weiblichen Vorkern zur Verschmelzung. Die überzähligen Spermatozoen (Nebenspermakerne) zeigen einige Teilungen, aber haben am Aufbau des Embryo keinen Anteil. Man vergleiche die entsprechenden Befunde bei den Selachiern (p. 105—114).

welche von Furchungskernen abstammen, sind noch einige Zeit der mitotischen Teilung fähig und können die Bildung neuer Blastomeren herbeiführen, ein Vorgang, welcher als Nachfurchung bezeichnet wird.

Ich will nun die weiteren Vorgänge zunächst bei den Reptilien besprechen, speciell bei der Eidechse (Lacerta) und beim Gecko (Platydactylus), wobei ich den Darstellungen von Wenckebach und von Will folge.

Betrachtet man das Blastoderm eines Gecko nach beendeter Furchung auf einem Längsschnitt (Fig. 311), so findet man oben eine epitheliale Schichte, welche scheibenförmig auf dem Dotter ausgebreitet ist: dieselbe besteht an ihren peripheren Teilen aus flachen Epithelzellen, wie man sie auf der Abbildung rechts sieht. Aber im centralen

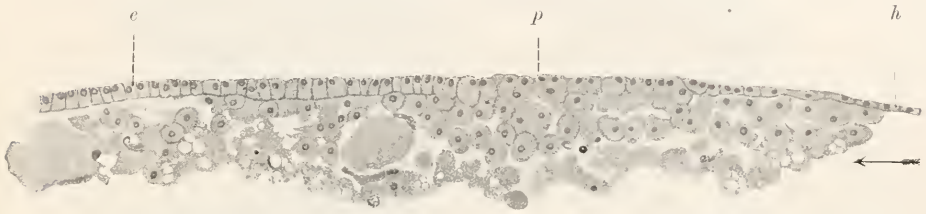


Fig. 311. Embryonalanlage beim Gecko (Platydactylus facetanus Schreib.) zur Zeit des Beginnes der Gastrulation. (Nach Will.) Man sieht die epitheliale Schichte, darunter die vegetativen Zellen und den Anfang des weißen Dotters. *e* Epithel vor der Stelle des Primitivstreifs, *p* Stelle des Primitivstreifs, *h* Epithel hinter dem Primitivstreifen. Der Pfeil bedeutet die Richtung des entstehenden Embryo.

Teile, im Bereich der Keimscheibe, ist das Epithel ein Cylinderepithel. Das Gebiet des Cylinderepithels bildet den Embryonalschild. Unter dem Embryonalschild liegen Furchungszellen, und unter diesen findet man den weißen Dotter, in welchem einzelne Dotterkerne zu sehen sind. Zwischen den erwähnten Furchungszellen und dem weißen Dotter bemerkt man kleine Spalträume, welche der Furchungshöhle entsprechen. Am hinteren Ende des Embryonalschildes trifft man eine Stelle, an welcher das Epithel nicht deutlich ausgebildet ist und noch mit den darunter gelegenen Furchungszellen zusammenhängt (Fig. 311 bei *p*). An dieser Stelle beginnt nachher die Bildung einer Einstülpung, wie Fig. 313 A zeigt.

Betrachten wir nun das Oberflächenbild Fig. 312; man erkennt den ovalen Embryonalschild, dessen längerer Durchmesser

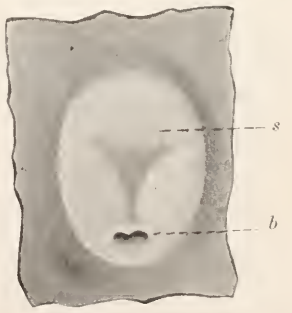


Fig. 312. Embryo von Lacerta Lilfordi. (Nach Will.) *s* Embryonalschild, *b* Blastoporus. Die Länge des Embryonalschildes beträgt 1,1 mm.

der Richtung des entstehenden Embryo entspricht. Am Hinterende des Embryonalschildes befindet sich eine Einstülpung; dieselbe hat bei Embryonen dieses Stadiums die Form eines Halbmondes oder Hufeisens, dessen Concavität nach hinten gerichtet ist, und welche daher

sofort an die hufeisenförmige Anlage der Rusconi'schen Rinne der Amphibien erinnert, auch, wie gezeigt werden wird, derselben homolog ist. Ich bezeichne daher den Rand der Einstülpung als Blastoporusrand. Die Höhle, welche durch die Einstülpung gebildet wird, ist demnach die Gastralhöhle. Wie die Fig. 318 A und B zeigen,

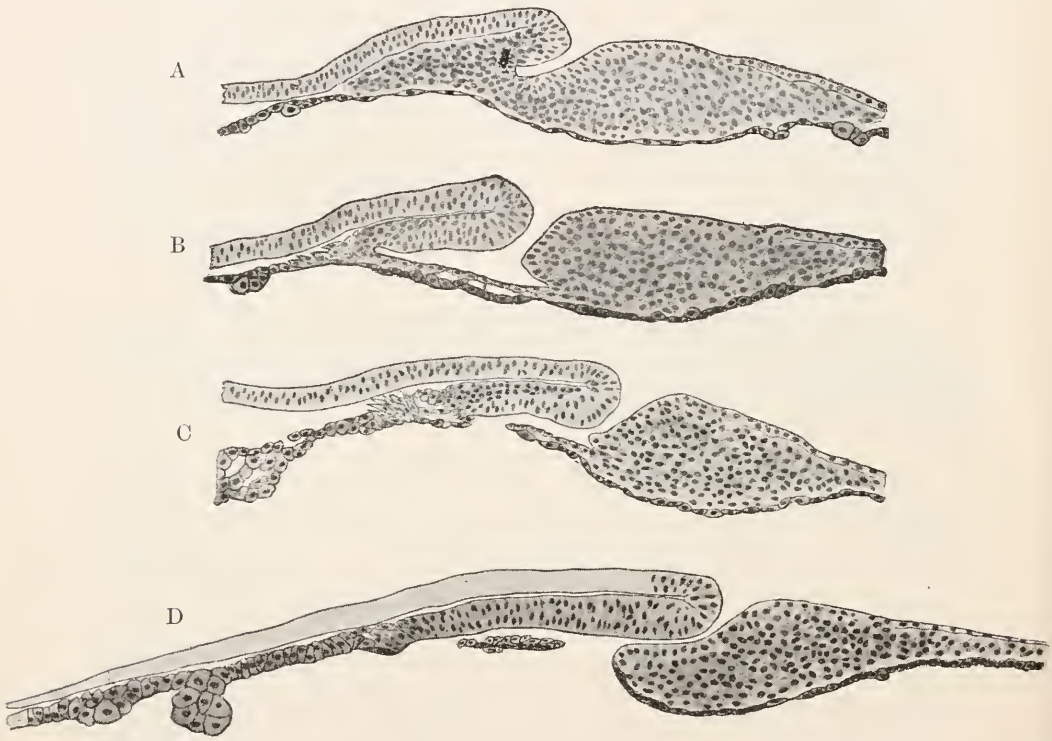


Fig. 313 A—D. Vier Stadien der Bildung der Gastralhöhle bei der Eidechse, Lacerta agilis. (Nach Wenckebach, 1891).

dringt dieselbe immer tiefer ein; ihre Decke wird von einer epithelialen Schichte gebildet, welche als eine Umstülpung der oberen epithelialen Schichte erscheint, und welche ich daher als eingestülpte Schichte oder wie bei den Amphibien als untere Schichte bezeichne.

Die seitlichen Teile des Blastoporusrandes biegen sich nach hinten, wie Fig. 314 zeigt; zwar schließt sich der Blastoporusrand nicht völlig zu einem Kreise, aber das Bild erinnert doch sehr auffallend an die Verhältnisse bei den Amphibien, zur Zeit, wenn die Rusconi-sche Rinne sich zum Kreise geschlossen hat und der Blastoporus kleiner wird. Der kleine Hügel, welcher an Fig. 314 zwischen den Blastoporusrändern zu sehen ist, entspricht dem Dotterpfropf der Amphibien, wenngleich er nicht wie jener aus großen Dotterzellen, sondern aus kleineren Zellen besteht (Fig. 313 C u. 316 D).

Die seitlichen Blastoporusränder zeigen auf dem Schnitt ähnliche Verhältnisse, wie sie bei den Amphibien an entsprechender Stelle be-

stehen. Das Ektoderm schlägt sich nach unten um und geht in das Mesoderm des Blastoporusrandes über. In den Fig. 316 A—E sind Querschnitte eines Schildkrötenembryo abgebildet, welcher sich in demselben Stadium befindet, wie der erwähnte Eidechsenembryo: man

Fig. 314.

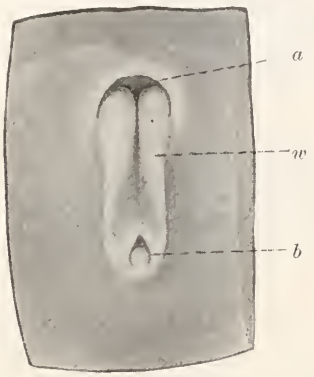


Fig. 315.

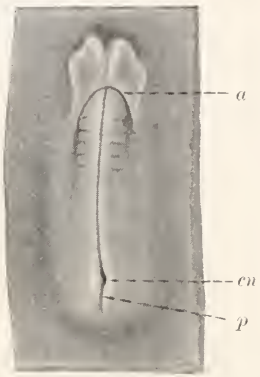


Fig. 314. Embryo von Lacerta muralis mit länglichem Blastoporus und sich erhebenden Medullarwülsten. (Nach Will.) *b* Blastoporus, *a* vordere Amnionfalte, *w* Medullarwülste.

Fig. 315. Aelterer Embryo von Lacerta muralis. (Nach Will.) Länge des Embryo 1,9 mm. *a* vordere Amnionfalte (welche den Kopfteil des Embryo schon überwachsen hat), *cn* Canalis neurentericus, *p* Primitivrinne. Das Medullarrohr ist größtenteils schon geschlossen.

sieht an Fig. 316 D und E den Dotterpfropf und neben demselben die seitlichen Blastoporusränder, an welchen das Ektoderm in das Mesoderm übergeht. An Fig. 316 C bemerkt man die obere Oeffnung des Einganges der Gastralhöhle, an Fig. 316 B die untere Oeffnung desselben.

Wie bei den Amphibien rücken die seitlichen Blastoporusränder gegen einander, während der Dotterpfropf in die Tiefe sinkt. Die seitlichen Blastoporusränder verschmelzen, und durch ihre Vereinigung entsteht eine Zellmasse, welche als Primitivstreifen zu bezeichnen ist. An der Oberfläche desselben sieht man einige Zeit median eine flache Rinne, die Primitivrinne (Fig. 315). Der vorderste Teil des Blastoporus bleibt offen und stellt den Canalis neurentericus dar (Fig. 315 *cn*). Vergl. beim Frosch die Stadien der Fig. 242 C u. D. sowie Fig. 244.

Während der Verkleinerung des Blastoporus hat sich aus dem Cylinderepithel des Embryonalschildes die Medullarplatte gebildet, median ist die Medullarrinne entstanden (Fig. 314), und seitlich haben sich die Medullarwülste erhoben. Der Schluß des Medullarrohres beginnt in der Nackengegend und schreitet nach vorn und nach hinten hin fort (315). Da die Medullarwülste bis in das Gebiet des Primitivstreifens reichen, schreitet der Schluß des Medullarrohrs bis zu dem Primitivstreifen fort, und folglich wird bei dem völligen Schluß des Medullarrohrs die obere Oeffnung des Canalis neurentericus verdeckt. Die untere Oeffnung desselben aber bleibt in der Ansicht von unten sichtbar, da der Kanal sich längere Zeit erhält.

Es sind nun dieselben Verhältnisse erreicht, wie sie bei vielen niederen Wirbeltieren vorkommen, bei welchen ein offener Canalis neurentericus besteht, z. B. beim Stör (p. 157, Fig. 133) und auch beim Frosch

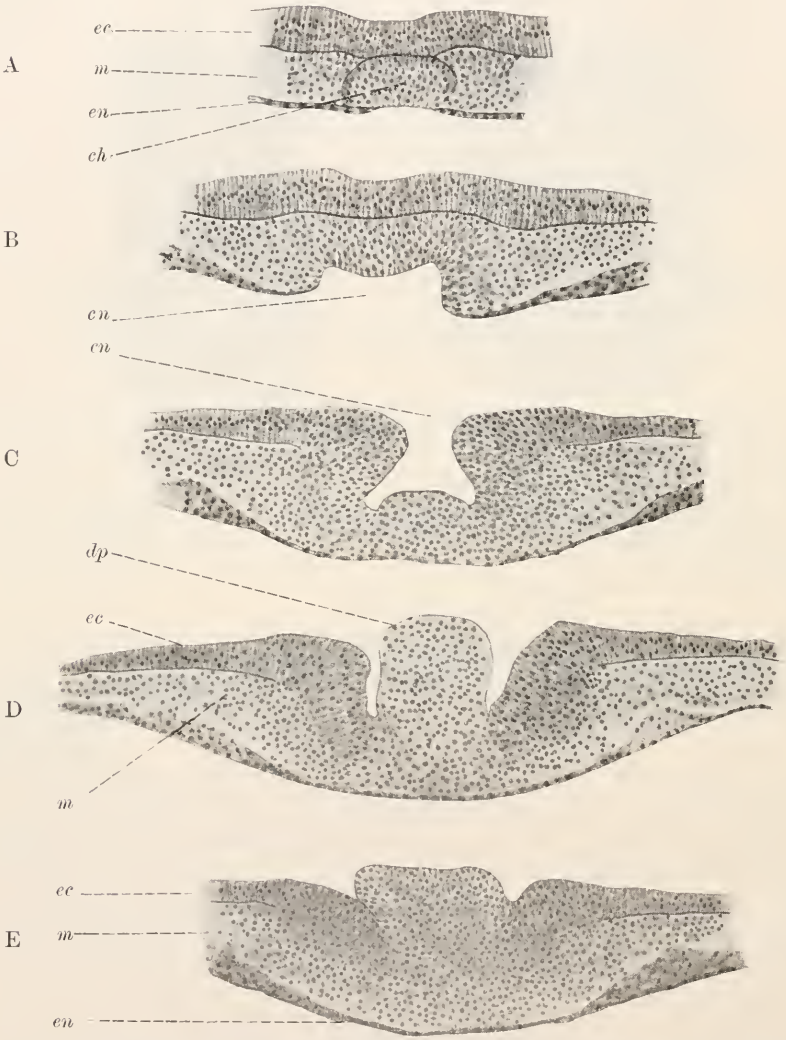


Fig. 316A—E. Querschnitte durch einen Embryo einer Schildkröte (Chelonia caouana), welcher ungefähr auf der Stufe des Eidechsenembryo Fig. 314 stand. (Nach Mitsukuri, 1896.)

ec Ektoderm, *en* entodermales Epithel (Enteroderm), *ch* Chorda, *cn* Canalis neurentericus, *dp* Dotterpfropf, *m* Mesoderm. Man vergleiche das Bild bei den Gymnophionen Fig. 291.

(p. 281, Fig. 263). In dem Primitivstreifen fließen die Hinterenden der Mesodermstreifen zusammen, und die Masse des Primitivstreifens dient zur Verlängerung der Mesodermstreifen. Das Verhalten des

Primitivstreifens ist dasselbe wie bei den anderen Wirbeltieren; wenn der Schwanz hervortritt, liegt die Zellmasse des Primitivstreifens an der Spitze des Schwanzes unter und hinter dem Canalis neurentericus (vergl. Fig. 327).

Darmhöhle, Chorda und Mesoderm bei den Reptilien.

An der Oberfläche der Dotterkugel, soweit dieselbe vom Blastoderm bedeckt ist, entsteht ein einschichtiges Epithel, das Dotterepithel (Dotterblatt, secundäres Entoderm, Paraderm, Lecithoderm). Die Zellen, welche dasselbe bilden, stammen teils von denjenigen Zellen ab, welche bei der Bildung der epithelialen Schichte unter derselben verblieben, teils sind sie durch Nachfurchung entstanden. Das Epithel hat die größte Aehnlichkeit mit dem Dotterepithel der Selachier, welches an dem ganzen Boden der Furchungshöhle sich ausbildet (vergl. die Fig. 85, 87, 90 und 91).

An der Gastrulationseinstülpung hängt das Dotterepithel mit der eingestülpten Schichte zusammen. Diese Verbindung besteht von Anfang an; schon bei dem Stadium der Fig. 311 wurde gesagt, daß die epitheliale Schichte an dem Gebiet, wo die Einstülpung sich bildet, mit den tieferen Zellen zusammenhängt. Wenn die Einstülpung entstanden ist, bildet das Dotterepithel die continuirliche Fortsetzung der eingestülpten Schichte nach vorn und nach den Seiten hin (Fig. 313 A u. B).

Unter demjenigen Teil des Dotterepithels, welcher an die eingestülpte Gastralhöhle anstößt, entsteht eine flache Höhle; dieselbe breitet sich unter dem Dotterepithel aus. Diese Höhle wird die subgerminale Höhle genannt. Ich bezeichne sie lieber als vegetative Höhle, weil ich diesen Namen schon bei den Gymnophionen für eine ähnlich gelegene Höhle eingeführt habe (p. 318). — In dem Boden der durch Einstülpung entstandenen Gastralhöhle entstehen Lücken, und es findet allmählich eine völlige Verschmelzung der vegetativen Höhle mit der Gastralhöhle statt[1]).

Man sieht die Verschmelzung der beiden Höhlen an dem Schema Fig. 326. Ferner vergleiche man die Längsschnitte Fig. 313 B—D. An Fig. 313 B ist die durch Einstülpung entstandene Höhle unten noch geschlossen, an Fig. 313 C ist sie unten geöffnet, indem der Durchbruch in die vegetative (subgerminale) Höhle erfolgt ist. Auf den Schnitten Fig. 313 C und D läßt sich an dem Unterschied des Epithels noch die Grenze der beiden Höhlen erkennen.

Man kann die durch Einstülpung gebildete Höhle primäre Gastralhöhle nennen und die durch Verschmelzung derselben mit der vegetativen (subgerminalen) Höhle entstandene Höhle als secundäre Gastralhöhle bezeichnen. Aus der letzteren entsteht der Darmkanal.

---

1) Was die Art der Verschmelzung betrifft, so haben manche Autoren beobachtet, daß zuerst nur eine einzige kleine Durchbrechung stattfindet also eine Lücke entsteht, welche allmählich sich erweitert; so sind die Befunde von Strahl, Weldon und Will bei Eidechsen, von Mitsukuri und Ishikawa bei Trionyx japonica, von Mitsukuri bei Chelonia, von Mehnert bei Emys lutaria taurica. Andere Forscher sahen, daß gleichzeitig mehrere Durchbrechungen entstehen, welche sich erweitern und zusammenfließen; dies beobachteten Hans Virchow und Wenckebach bei Eidechsen, Will beim Gecko und bei der menorquinischen Sumpfschildkröte.

Der Vorgang der Verschmelzung der primären Gastralhöhle (Einstülpungshöhle) mit der vegetativen (subgerminalen) Höhle kann in verschiedener Weise aufgefaßt werden. Manche Autoren betrachten die neu entstandene Höhle als Furchungshöhle oder als einen Teil derselben [1]). Nach einer anderen Ansicht, wie sie von Wenckebach (1891) vertreten wird, ist die neu entstandene Höhle als eine Höhle im Dotter aufzufassen, etwa entsprechend einer Höhle, welche bei einer Gastrula der Amphibien zwischen den Dotterzellen sich bilden könnte. Demnach würde keine Verschmelzung der Gastralhöhle mit der Furchungshöhle vorliegen, sondern eine secundäre und cenogenetische Fortsetzung der Gastralhöhle zwischen dem Dotterepithel und dem ungefurchten Dotter. Wie gezeigt wurde, ist diese Auffassung auch bei der vegetativen Höhle der Gymnophionen zulässig (vergl. p. 319); ferner entsteht die Dotterhöhle der Gymnophionen in ähnlicher Weise als ein Hohlraum zwischen entodermalen Zellen (p. 323). Man kann also die Verschmelzung der Höhlen bei den Reptilien in dem Sinne deuten, daß die durch Einstülpung entstandene Gastralhöhle durch eine im Entoderm als Spaltraum entstehende Höhle verlängert wird.

Wenn man im Bereich der Embryonalanlage vor dem Gebiet des Blastoporus die Decke der neuen Höhle betrachtet, welche durch die Verschmelzung der eingestülpten Gastralhöhle und der vegetativen Höhle entstanden ist, so kann man an dem Epithel dieser Decke den durch Einstülpung entstandenen Teil und den von den vegetativen Zellen gebildeten Teil noch einige Zeit leicht unterscheiden, da die Zellen des letzteren Teiles viele Dotterelemente enthalten; der erstere Teil bildet die Mitte der Decke, der letztere Teil nimmt die beiden Seiten ein. Da bei Eidechsen die eingestülpte Schichte ursprünglich nur an dem hinteren Teil (dem durch Einstülpung entstandenen Teil) der secundären Gastralhöhle die Decke bildet, so wächst sie, wie Will gezeigt hat, in der Mitte so weit vor, daß sie längs der ganzen secundären Gastralhöhle sich erstreckt.

Von dem mittleren Teil der Decke der secundären Gastralhöhle wird ein medianer, relativ schmaler Streifen zur Bildung der Chorda verwandt; die Chordaanlage besteht aus einem hohen Cylinderepithel (Fig. 318), welches ganz ähnlich wie bei den niederen Wirbeltieren eine Chordafalte bildet, aus welcher dann der Chordastrang hervorgeht.

Was die Entstehung des Mesoderms betrifft, so kann man die

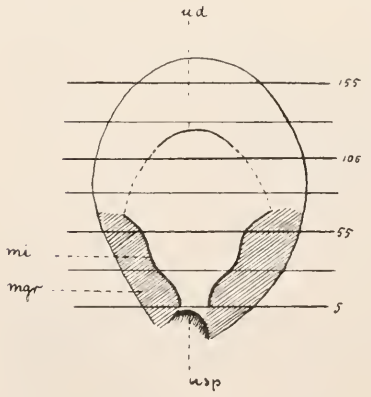


Fig. 317. Grundriß eines Embryo des Gecko (Platydactylus facetanus Schreib.) ungefähr im Stadium der Fig. 312. (Nach Will, 1892.) Reconstruction aus einer Schnittserie; die rechts angeschriebenen Zahlen bedeuten die Ordnungszahlen der Schnitte. *usp* hufeisenförmiger Blastoporus, *mgr* Mesodermstreifen, *mi* Insertionslinie derselben am Urdarm, *ud* vordere Grenze des Urdarms.

1) So sieht auch Keibel die subgerminale Höhle als einen Teil der Furchungshöhle an (F. Keibel, Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch., 10. Bd., Wiesbaden 1901, p. 1115).

axiale und die peristomale Mesodermbildung unterscheiden. Man findet nämlich, daß das Mesoderm sowohl vom Blastoporusrand ausgeht (peristomales Mesoderm), als auch jederseits als Mesodermstreifen längs der Gastralhöhle nach vorn sich erstreckt (axiales, gastrales Mesoderm).

Am Blastoporusrand wächst das Mesoderm aus dem Umschlagsrande hervor, steht also mit dem Ektoderm in continuirlichem Zusammenhang (Fig. 316). Das Mesoderm dringt vom Blastoporusrande aus seitlich weiter und schiebt sich zwischen das Ektoderm und das Dotterepithel hinein. Nach vorn setzt sich das peristomale Mesoderm ohne jede Abgrenzung in die Mesodermstreifen fort (Fig. 317). Die Mesodermstreifen schließen sich an das Epithel der Decke der Gastralhöhle an. Nach Will verlaufen die Mesodermstreifen längs der beiden seitlichen Linien, an welchen die aus vegetativen Zellen gebildeten Teile der Gastralhöhle beginnen. Da der zwischen diesen beiden Linien gelegene Teil der Decke der Gastralhöhle aus dem durch Einstülpung entstandenen Entoderm hervorgegangen ist, so kann man auch die Mesodermstreifen als Producte jener Einstülpung ansehen, so daß man zu demselben Resultat kommt, welches bei den Gymnophionen sich ergeben hat (vergl. p. 321 Anm.).

Das gastrale Mesoderm wird also in seiner ersten Anlage von den soliden Seitenflügeln der Urdarmeinstülpung gebildet (die jedoch

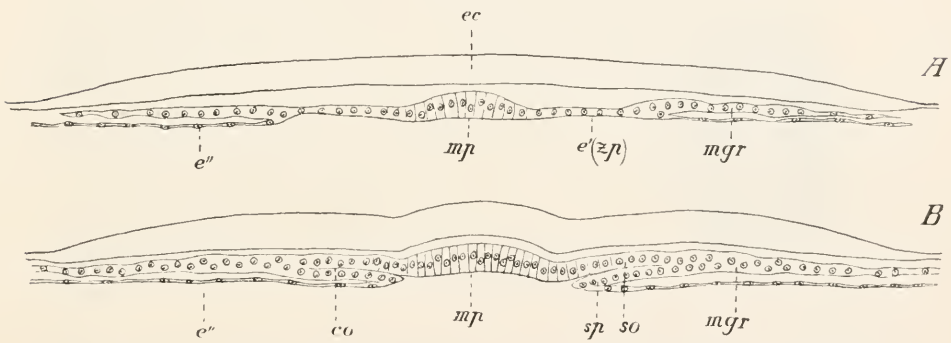


Fig. 318 A u. B. Querschnitte durch den hinteren Teil der Decke der secundären Gastralhöhle bei Gecko-Embryonen auf zwei Entwickelungsstadien. A jüngeres, B älteres Stadium. (Nach Will.) *ec* Ektoderm (Medullarplatte), *e''* secundäres Entoderm (Dotterblatt des Entoderms), *e(zp)* primäres Entoderm in der dorsalen Wand der Gastralhöhle, *mp* Chordaanlage, *mgr* Mesodermstreifen, *co* Cölomspalt, *so* Somatopleura, *sp* Splanchnopleura.

vorn als secundäre Wucherungen erscheinen). Nach dem Urdarmdurchbruch tritt zu dieser ersten Anlage ein Zuwachs, der dadurch gebildet wird, daß sich an den Seitenrändern des ehemaligen Urdarmlumens (der primären Gastralhöhle) eine gegen die Chorda vorwachsende Falte bildet (Fig. 318 B), durch welche die gesamte obere Urdarmwand beiderseits bis zu der Chorda unterwachsen wird (Will 1892 u. 1895). Die unterwachsene obere Urdarmwand wird dabei zum somatischen Blatt, das obere Blatt der vorwachsenden Falte zum splanchnischen Blatt des Mesoderms. Die am Rande der vorwachsenden Falte bestehende Rinne entspricht der Mesodermbildungsrinne der

niederen Wirbeltiere; sie dringt in Form einer flachen Spalte zwischen die beiden Mesodermblätter ein, welche als Cölomspalte gedeutet werden kann. Die Leibeshöhle entsteht meist nicht direct durch Erweiterung der Cölomspalte, sondern wird nach dem Verschwinden derselben als ein neuer Hohlraum in den Mesodermstreifen gebildet.

„Mit Ausschluß vielleicht der Region vor den Mesodermplatten wird kein Teil des primären (durch Einstülpung entstandenen) Entoderms zum definitiven Darmepithel, sondern letzteres geht aus dem secundären Entoderm hervor" (Will). Dieses Verhalten erinnert ebenfalls an die Gymnophionen, bei welchen der aus vegetativen Zellen bestehende seitliche Teil der Urdarmwand sich von beiden Seiten medianwärts vorschiebt, um die Decke des Darmes zu bilden (p. 321).

Die phylogenetische Entstehung des Primitivstreifens der Vögel und Säugetiere.

Bei den Vögeln und Säugetieren erscheint der Primitivstreifen als die erste Anlage des entstehenden Embryo. Der Primitivstreifen tritt nicht am Rande des Blastoderms auf, sondern in der Mitte desselben oder zwischen der Mitte und dem Rande. Der Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere ist nicht knopfförmig wie bei den Reptilien, sondern stellt einen langen Streifen dar. Vom vorderen Ende des Primitivstreifens nach vorn gehend findet man die Medullarplatte; die Medullarwülste treten also vor dem Primitivstreifen auf (Fig. 319); ihre Entwickelung schreitet so weit nach hinten fort, daß sie auch noch einen Teil des Primitivstreifens umfassen (Fig. 319). Am vorderen Ende des Primitivstreifens entsteht bei

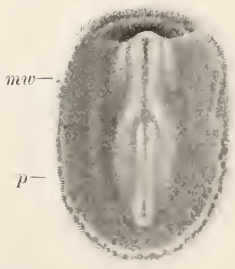


Fig. 319. Embryonalanlage des Hühnchens in der 28. Stunde der Bebrütung. (Nach Keibel und Abraham, aus O. Hertwig, Handbuch.) *mw* Medullarwülste, *p* Primitivstreifen.

vielen Vögeln und Säugetieren ein Canalis neurentericus (Fig. 320 u. 322), welcher durch eine ganz ähnliche Einstülpung gebildet wird, wie sie bei der Eidechse beschrieben wurde.

Ein Querschnitt durch den Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere zeigt dieselben Verhältnisse, wie sie bei dem Primitivstreifen der Reptilien nach dem Schluß des Blastoporus bestehen (im Stadium der Fig. 315). Der Primitivstreifen entspricht den verschmolzenen seitlichen Blastoporusrändern; es besteht daher ein Zusammenhang des Ektoderms mit dem Mesoderm, und der ganze Primitivstreifen stellt ein Wucherungsgebiet dar, von welchem aus das Mesoderm seitlich sich vorschiebt.

Bei manchen Vögeln und Säugetieren wächst die Embryonalanlage auf Kosten des Primitivstreifens, in der Weise, daß der letztere sich successive verkürzt und die Embryonalanlage (Medullarplatte, Chorda und Mesodermstreifen) entsprechend nach hinten verlängert wird[1]). Ich

1) Es ist dieser Vorgang von vielen Autoren beschrieben worden. Kopsch

glaube, daß die langgestreckte Form des Primitivstreifens und der damit zusammenhängende Vorgang der Verkürzung desselben keine palingenetische Bedeutung haben, sondern daß der kurze Primitivstreifen, wie wir ihn bei Reptilien sehen, den ursprünglichen Zustand darstellt. Da ich also die langgestreckte Form

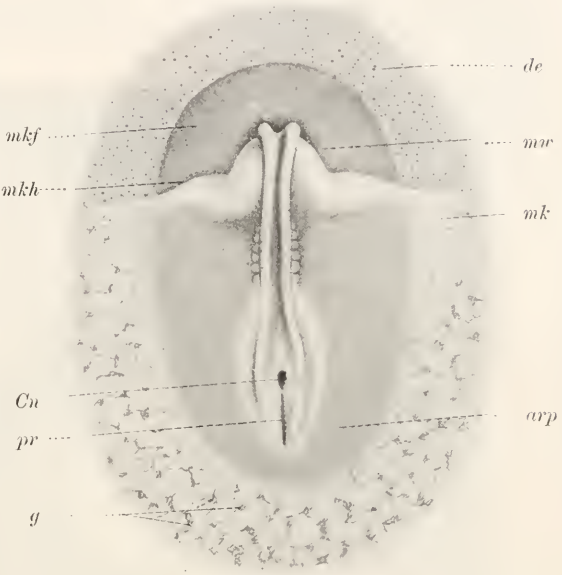


Fig. 320. Embryo eines Vogels (Albatroß, Diomedea immutabilis Rotsch) mit Medullarwülsten, Canalis neurentericus und Primitivstreifen, bei auffallendem Lichte gezeichnet. (Nach Schauinsland aus O. Hertwig, Handbuch.)

Cn Canalis neurentericus, *de* Dotterepithel außerhalb der subgerminalen Höhle, *arp* subgerminale Höhle (Area pellucida), *g* Gefäßbezirk (Area vasculosa), *mk* vorderes Gebiet des Mesoderms, *mkh* vordere Grenze des Mesoderms, *mkf* mesodermfreies Gebiet, *pr* Primitivstreifen. Der Embryo besitzt 6—7 Ursegmente.

des Primitivstreifens für cenogenetisch halte, so muß ich auch alle theoretischen Schlüsse ablehnen, welche man auf diesen Befund gegründet hat. Insbesondere kann ich nicht zustimmen, wenn man in der Verlängerung des Embryo auf Kosten des Primitivstreifens einen Beweis für die Concrescenztheorie sieht. Denn wenn die Concrescenztheorie der Ausdruck eines Grundprincips der Wirbeltierentwickelung wäre, so müßte sie auch bei den Reptilien und bei den niederen Wirbeltieren zutreffen, was, wie gezeigt wurde, gar nicht oder nur in sehr beschränktem Maße der Fall ist (vergl. die Bemerkungen bei Amphioxus p. 53, bei den Selachiern p. 130—132, den Teleosteern p. 184 und den Amphibien p. 272). Bei den Gymnophionen und den Reptilien kann die Concrescenztheorie auch schwerlich Anwendung finden, da das Gebiet der Medullarplatte von Anfang an relativ groß und das Gebiet des Blastoporus und des Primitivstreifens stets relativ kurz ist.

Was die phylogenetische Entstehung des Primitivstreifens betrifft, so ist zunächst die Theorie von Balfour zu erwähnen, welche durch seine Schemata Fig. 321 A—C erläutert wird. Balfour geht von den Selachiern aus, bei welchen am Hinterende des Embryo die Zu-

hat denselben beim Hühnchen experimentell geprüft, indem er neben dem Primitivstreifen eine kleine Verletzung anbrachte (Fr. Kopsch, 1898 u. 1901). Vergl. auch die entsprechenden Resultate von Assheton (1896) und Jablonowski (1896).

sammenlegung der Schwanzlappen stattfindet und der übrige Blastodermrand über die Dotterkugel herabwächst (vergl. p. 127—132). Balfour bringt dies in dem Schema Fig. 321 B zum Ausdruck; man sieht hinter dem Canalis neurentericus (*cn*) eine kurze Nahtlinie (*bl*), welche die Verschmelzung der beiden Schwanzlappen andeutet. Da bei den Selachiern hinter der Vereinigung der Schwanzlappen die Verlötung der Blastodermränder weiterschreitet, so entfernt sich das Gebiet der Schwanzlappen von dem Umwachsungsrande und sieht man

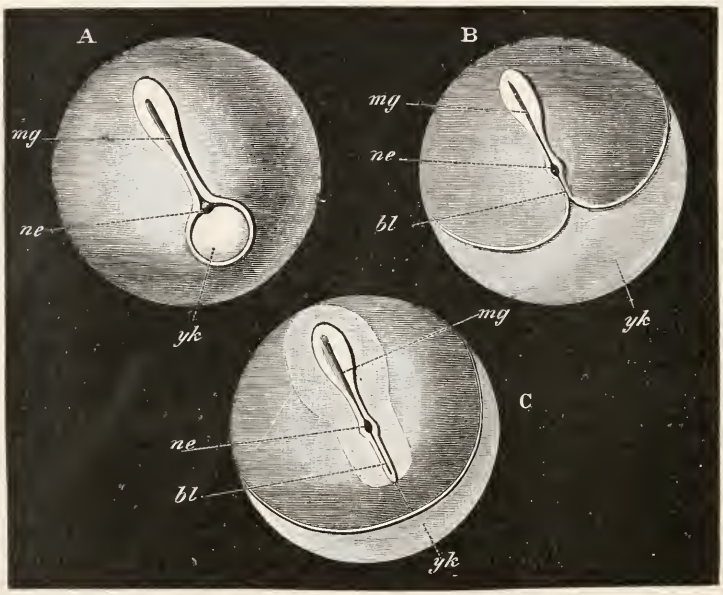


Fig. 321 A—C. Schemata von Balfour, um die Homologie zwischen dem Blastoporus und dem Primitivstreifen zu erläutern.

A Typus des Frosches, B Typus des Selachiers, C Typus eines Amnioten.

mg Medullarplatte mit Medullarrinne, *ne* Canalis neurentericus, *bl* in B nahtförmige Vereinigung eines Teiles des Blastoporusrandes hinter dem Canalis neurentericus, *bl* in C Primitivstreifen mit Primitivrinne, *yk* Dotterpfropf oder noch nicht bedeckter Teil der Dottermasse.

hinter dem Embryo eine Verwachsungsnaht (vergl. Fig. 120 und 121 *nl*). Balfour homologisirt daher den Primitivstreifen der Amnioten mit dem Gebiet der Schwanzlappen der Selachier (Fig. 321 B *bl* und C *bl*). Die Bildung des Primitivstreifens kann demnach als ein abgekürzter Entwickelungsvorgang aufgefaßt werden: anstatt daß die beiden Schwanzlappen durch ihre Zusammenlegung die Zellmasse des Primitivstreifens bilden, entsteht diese Zellmasse von Anfang an einheitlich als ein länglicher Streifen; anstatt daß sich die Blastodermränder hinter dem Primitivstreifen nahtartig vereinigen, ist der letztere von Anfang an im Innern des Blastoderms gelegen.

Bei vielen Vögeln und Säugetieren bildet sich ein Canalis neurentericus, welcher nach dem Auftreten des Primitivstreifens am vorderen Ende desselben durch eine Einstülpung und einen Durchbruch entsteht. Nach der Theorie von Balfour muß diese Bildungs-

weise des Kanals als ein cenogenetischer Vorgang angesehen werden. Denn bei den Selachiern wie bei den Amphibien entsteht dieser Kanal aus dem vordersten Teile des Blastoporus, während bei den Vögeln und Säugetieren zur Zeit der Bildung desselben im Bereich des Primitivstreifens keine Blastoporusöffnung vorhanden ist. Aber daraus dürfte sich kaum ein schwerer Einwand gegen die Balfour-sche Theorie ableiten lassen, besonders wenn man eine phylogenetische Zwischenstufe annimmt, auf welcher das Hinterende des Medullarrohres solid war wie bei den Petromyzonten, Teleosteern und urodelen Amphibien. Bei Petromyzonten und Teleosteern besteht kein offener Canalis neurentericus, und es bildet sich daher am Hinterende des Embryo schon früh eine eigentümliche Zellmasse, der Randknopf, welcher mit dem Primitivstreifen große Aehnlichkeit hat und zum Teil auch demselben entspricht (p. 198). Bei einem Teleosteer, Batrachus tau, bleibt dieser Randknopf nicht mehr am Rande des Blastoderms, sondern rückt eine Strecke weit in dasselbe hinein und gleicht dann der Lage nach dem Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere [1]). Es ist also denkbar, daß die einheitliche und frühe Anlage des Primitivstreifens auf einer phylogenetischen Stufe entstand, als das Hinterende des Medullarrohrs und der Canalis neurentericus kein Lumen hatten, und daß demnach der Canalis neurentericus, soweit er jetzt bei Vögeln und Säugetieren auftritt, nur die erneute Oeffnung des Kanals bedeutet. Es ließe sich also die Balfour'sche Theorie noch eingehender stützen, als es zu Balfour's Zeit (1882) möglich war.

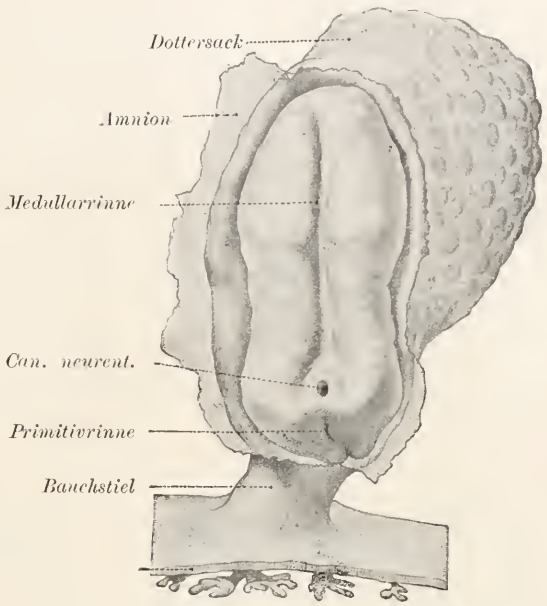


Fig. 322. Embryo des Menschen mit Medullarplatte und Medullarrinne, Canalis neurentericus und Primitivstreifen. Vergr. 30mal. (Nach Graf Spee, aus Kollmann's Lehrbuch.) Man vergleiche Fig. 320.

Jedoch glaube ich, daß die Balfour'sche Theorie in Bezug auf die phylogenetische Ableitung des Primitivstreifens nicht die richtige Vorstellung giebt, und daß durch die neueren Entdeckungen bei den Gymnophionen und Reptilien eine andere Auffassung notwendig geworden ist. Der Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere muß aus demjenigen der Reptilien erklärt werden, und der Blastoporus der letzteren gleicht demjenigen der Gymnophionen, wie schon oben an-

1) Cornelia Clapp, Some points in the development of the Toad-Fish, Batrachus Tau, Journal of Morphology, Vol. 5, 1891. — Louise B. Wallace, The Germ-Ring in the egg of the Toad-Fish (Batrachus Tau). Ebenda, Vol. 15, 1899, p. 9—16.

gedeutet wurde. Der Blastoporus der Gymnophionen entspricht aber offenbar nicht einem Teil des Blastoporus des Frosches, sondern dem ganzen Blastoporus desselben. Dadurch wird die Balfour'sche Theorie unhaltbar, indem sich ergiebt, daß auch der Blastoporus der Reptilien und der Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere dem ganzen Blastoporus entsprechen[1]). Diese Auffassung ist schon oft ausgesprochen worden; ich verweise auf die Theorien von Rabl, Van Beneden, Keibel, Will, Wenckebach, Mitsukuri u. A.

Im Anschluß an die Ansichten der genannten Autoren (über welche ich hier nicht eingehend berichten kann) habe ich mir folgende Vorstellung von der phylogenetischen Entstehung des Primitivstreifens gebildet.

Bei der Entwickelung von Ceratodus wurde erwähnt, daß die ersten Furchen das Ei nicht völlig durchteilen, obgleich sie an der Oberfläche über das ganze Ei gehen; es hängen also im Stadium von 8 Zellen und manchmal noch in einem späteren Stadium die Blasto-

Fig. 323.

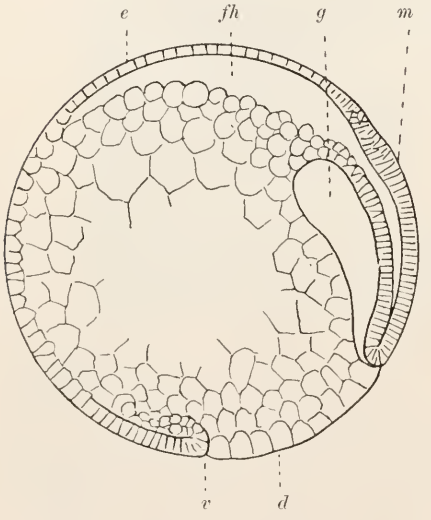


Fig. 324.

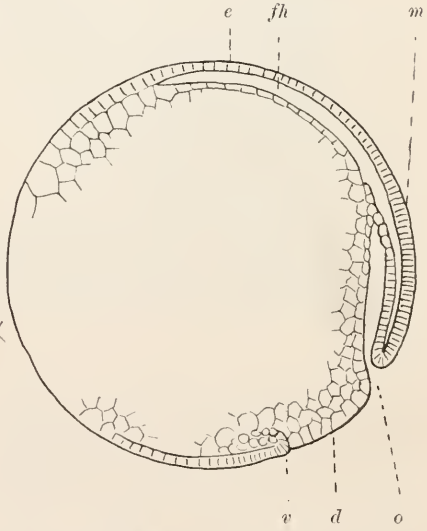


Fig. 323. Schema der Gastrula eines Amphibiums oder eines Dipnoers im Stadium des kreisförmigen Blastoporus.

d Dotterpfropf, *e* Ektoderm, *fh* Furchungshöhle, *g* Gastralhöhle, *m* Medullarplatte, *v* ventrale Blastoporuslippe.

Fig. 324. Schema der Gastrula einer hypothetischen Zwischenform zwischen Amphibien und Amnioten, im Anschluß an die Entwickelung der Gymnophionen. Bezeichnungen wie bei Fig. 323; *o* äußere Oeffnung der Gastralhöhle.

meren der vegetativen Eihälfte mit einander zusammen (p. 221). Denken wir nun, daß die Dottermasse noch etwas größer wäre, so würden die ersten Blastomeren noch in größerer Ausdehnung zusammenhängen, und es würde auch im Blastula- und Gastrulastadium

1) In dem Balfour'schen Schema ist also der Primitivstreifen (*bl* in Fig. 321 C) dem ganzen Blastoporus (*yk* in Fig. 321 A) homolog zu achten.

in der Mitte der großen Dotterzellen noch eine ungeteilte Dottermasse vorhanden sein, wie dies in dem Schema Fig. 323 gezeichnet ist.

Wenn nun die Menge des inactiven Dotters (Deutoplasma) nochmals zunimmt, so wird eine noch größere Masse ungeteilt bleiben, und dadurch kann ein Bild entstehen, wie es in Fig. 324 dargestellt ist. Man könnte erwarten, daß die Dottermasse aus dem Blastoporus hervortrete, aber thatsächlich findet man die Dottermasse nicht an dieser Stelle, sondern an der dem Blastoporus entgegengesetzten Seite (Fig. 324). Darin liegt offenbar eine wichtige Abänderung cenogenetischer Art [1]). Um die Möglichkeit dieser Abänderung zu verstehen, darf man nicht direct vom Frosch ausgehen, sondern man muß eine Zwischenstufe annehmen, auf welcher die Furchungshöhle nur kurz ist und das Ektoderm vor der ventralen Blastoporuslippe durch Abspaltung entsteht, wie dies in dem Schema Fig. 323 gezeichnet ist [2]). Ich erinnere daran, daß Semon bei Ceratodus in der That beobachtet hat, daß statt der Ueberwachsung der vegetativen Zellen durch die animalen Zellen eine Delamination an der Oberfläche der Masse der vegetativen Zellen stattfindet (vergl. p. 221).

Geht man von diesen Verhältnissen aus, so kann bei der Zunahme des Dotters die ungefurchte Dottermasse an derjenigen Seite

Fig. 325.

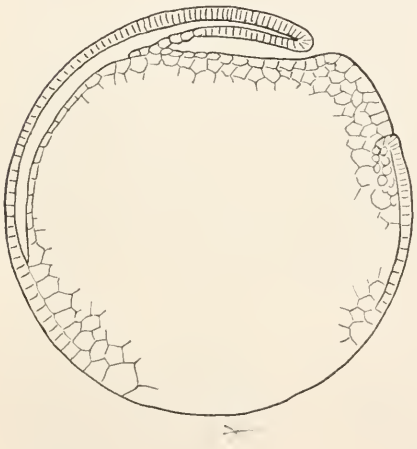


Fig. 326.

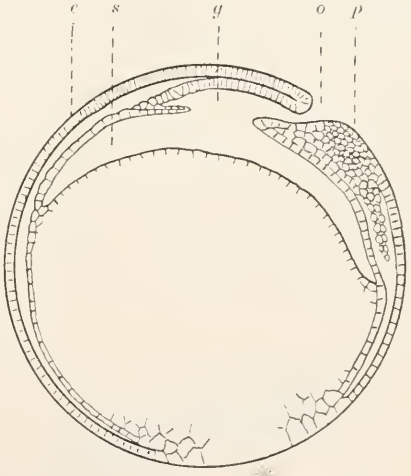


Fig. 325. Schema der Gastrula einer hypothetischen Zwischenform zwischen Amphibien und Amnioten. Dieselbe Figur wie Fig. 324, nur in anderer Stellung.

Fig. 326. Schema der Gastrula eines Reptils nach der Vereinigung der seitlichen Blastoporusränder. (Im Anschluß an die Schemata von Wenckebach [1891] und Mitsukuri [1893]).

c Ektoderm, *g* primäre Gastralhöhle (durch Umstülpung entstanden, jetzt nach unten mit der subgerminalen Höhle zusammenhängend), *o* obere Oeffnung des Canalis neurentericus, *p* Primitivstreifen, *s* subgerminale Höhle (vegetative Höhle).

1) In dieser Hinsicht stimme ich der Theorie von Rabl zu.

2) Es paßt zu dieser Auffassung, daß man bei Froscheiern durch Hemmung der Furchung nicht zu solchen Verhältnissen kommt, wie sie die Gymnophionen und die Reptilien zeigen. Wie früher gesagt wurde (p. 255—257), kann man die Furchung des Froscheies durch chemische und physikalische Beeinflussungen leicht in eine meroblastische Furchung verwandeln, aber die Gastrulation verläuft dann in ganz anderer Weise als bei den Gymnophionen und Reptilien (vergl. Fig. 236).

zu Tage treten, welche der Embryonalanlage gegenüberliegt (Fig. 324); dadurch ergeben sich diejenigen Verhältnisse, wie man sie bei den Gymnophionen und Reptilien findet. Folglich ist der Vorgang, durch welchen das Blastoderm bei den Gymnophionen und Reptilien über die ganze Dotterkugel sich ausdehnt, als ein verspäteter Teil der Furchung anzusehen[1]), und die Trennung des Ektoderms an dem Blastodermrand als eine Delamination aufzufassen.

Ist einmal diejenige phylogenetische Stufe erreicht, welche wir bei den Gymnophionen sehen, und welche in dem Schema Fig. 324 dargestellt ist, so läßt sich daraus leicht die Gastrulation der Reptilien und der Vögel ableiten. Zunächst verkümmert die ventrale Blastoporuslippe, welche bei den jetzigen Verhältnissen nur untergeordnete Bedeutung hat. Der Blastoporusschluß besteht also lediglich in einer Vereinigung der seitlichen Blastoporusränder, wie man dies bei den Reptilien sieht (p. 343).

Eine weitere Vereinfachung und Verkürzung der Entwickelung besteht dann darin, daß auch die seitlichen Blastoporusränder nicht ausgebildet werden; sie werden von dem Zellmaterial des ursprünglichen Dotterpfropfes nicht abgetrennt. Schon bei den Reptilien ist der Dotterpfropf in Bezug auf die Größe der Zellen von den Blastoporusrändern wenig oder garnicht unterschieden (Fig. 316); wenn nun die Abgrenzung der seitlichen Blastoporusränder unterbleibt, so ist das Resultat ein ganz ähnliches, wie wenn die seitlichen Blastoporusränder sich median vereinigt hätten (Schema Fig. 326).

Von dem ursprünglichen Blastoporus kommt also bei Vögeln und Säugetieren nur der vorderste Teil als Hohlraum zur Ausbildung, nämlich der Canalis neurentericus. Hinter demselben liegt eine Zellmasse, in welcher die seitlichen Blastoporuslippen mit dem Dotterpfropf vereinigt sind; diese Zellmasse ist der Primitivstreifen. Nachdem in der phylogenetischen Entwickelung des Primitivstreifens diese Stufe erreicht war, konnte der Primitivstreifen an Größe zunehmen und in solcher Länge angelegt werden, wie man ihn z. B. beim Hühnchen findet (p. 349).

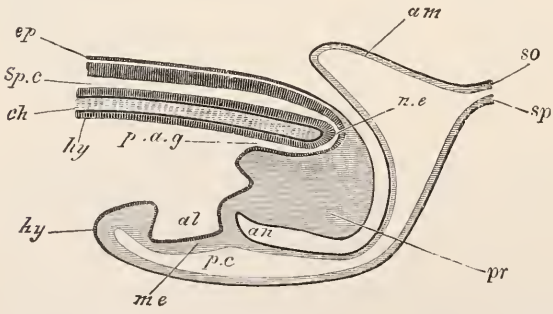


Fig. 327. Schematischer Längsschnitt durch das Hinterende eines Vogelembryo zur Zeit der Bildung der Allantois. (Nach Balfour.) *al* Allantois, *am* hintere Amnionfalte, *an* Stelle des Afters, *ch* Chorda, *ep* Ektoderm, *hy* Enteroderm (und Dotterepithel), *me* Mesoderm, *n.e* Canalis neurentericus, *p.c* Amnionhöhle (extraembryonale Leibeshöhle, *pr* Zellenmasse des Primitivstreifens, *p.a.g* Schwanzdarm (postanaler Darm), *so* Somatopleura, *sp* Splanchnopleura, *sp.c* Medullarrohr.

1) Faßt man die Ausdehnung des Blastoderms über die Dotterkugel als eine Nachfurchung auf, so lassen sich die Befunde bei den Säugetieren leicht erklären. Denn wenn der Dotter sich vermindert, umschließt das Blastoderm die Dotterkugel früher; vermindert sich der Dotter noch mehr, so fällt die Nachfurchung mit der Furchung zusammen, und es entsteht die bekannte Zellenblase der Säugetiere, die sogenannte Keimblase, welche bekanntlich nicht mit einer Blastula, wie sie bei niederen Wirbeltieren vorkommt, verwechselt werden darf.

Bei dieser Ableitung des Primitivstreifens ergiebt sich, daß am vorderen Ende des Primitivstreifens der Canalis neurentericus sich befindet, und am hinteren Ende desselben der After entstehen muß, wie dies thatsächlich der Fall ist. Ferner folgt aus dieser Ableitung, daß das Mesoderm, welches von dem Primitivstreifen nach den Seiten und nach vorn vorwächst, dem Blastoderm des Blastoporusrandes der Gymnophionen und des Frosches entspricht (dem peripheren oder peristomalen Mesoderm). Die Mesodermstreifen gehen an ihrem hinteren Ende in den Primitivstreifen über und verlängern sich aus dem Materiale desselben. Der Primitivstreifen kommt an das Schwanzende des entstehenden Embryo zu liegen (Fig. 327), ebenso wie der Schwanzknopf der Selachier, der Schwanzknopf der Teleosteer und der Schwanzwulst der Amphibien.

Litteratur über die Entwickelung der Reptilien.

Es ist nur die auf die Gastrulation und Keimblätterbildung bezügliche Litteratur hier aufgenommen.

Balfour, *On the early Development of Lacertilia, together with some Observations on the Nature and Relations of the Primitive Streak. Quart. Journ. of Micr. Science, N. S. Vol. 19, 1879.*

— *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Jena 1881.*

Ballowitz, E., *Ein Kapitel aus der Entwickelungsgeschichte der Schlangen. Verhandl. d. Anat. Ges., 1901, p. 80—89.*

— *Die Gastrulation bei der Ringelnatter. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 70, 1901.*

Corning, H. K., *Ueber die erste Anlage der Allantois bei Reptilien. Morph. Jahrb., Bd. 23, 1895.*

Dendy, A., *Summary of the principal results in a study of the development of the Tuatara (Sphenodon punctatus). Proc. R. Soc. London, Vol. 63, 1898.*

— *Outlines of the development of the Tuatara (Sphenodon punctatus). Quart. Journ. Micr. Science, N. S. Vol. 42, 1899.*

Gerhardt, U., *Die Keimblattbildung bei Tropidonotus natrix. Anat. Anzeiger, Bd. 20, 1901.*

Giacomini, Enc., *Matériaux pour l'étude du développement du Seps chalcides (avec 1 planche). Archives italiennes de Biologie, T. 16, 1891.*

— *Ueber die Entwickelung von Seps chalcides. Anat. Anzeiger, Bd. 6, 1891.*

Hoffmann, C. K., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 40, 1884.*

— *Weitere Untersuchungen zur Entwickelung der Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. 11, 1886.*

Kupffer, *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., 1882 und 1884.*

— *Ueber den Canalis neurentericus der Wirbeltiere. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München, 1887.*

Mehnert, E., *Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Morphol. Arbeiten, Bd. 1, 3. Heft, 1891.*

— *Ueber Entwickelung, Bau und Function des Amnion und Amnionganges nach Untersuchungen an Emys lutaria taurica. Morphol. Arbeiten, Bd. 4.*

— *Ueber Ursprung und Entwickelung des Hämovasalgewebes (Gefäfshofsichel) bei Emys lutaria taurica und Struthio camelus. Ebenda, Bd. 6.*

— *Zur Frage nach dem Urdarmdurchbruche bei Reptilien. Anat. Anzeiger Bd. 11, 1895 p. 257—269.*

Mitsukuri, K., *On the foetal membranes of Chelonia. Journ. of the College of Science Imp. University Japan, Vol. 4, Tokyo 1891.*

— *Further Studies on the Formation of the Germinal Layers in Chelonia. Ebenda, Vol. 5, 1892.*

— *On mesoblast formation in Gecko. Anat. Anzeiger, 1893.*

Mitsukuri, K., *On the process of gastrulation in Chelonia. Journ. College Science Imp. University Japan, Vol. 6, 1893.*
— *On the fate of the blastopore, the relations of the primitive streak etc. in Chelonia. Journ. College Science Imp. University Japan, Vol. 10, 1896.*
Mitsukuri and **Ishikawa**, *On the Formation of the Germinal Layers of Chelonia. Quart. Journ. of Micr. Science London, Vol. 27, 1886. (Journ. College Science Imp. University Japan, Vol. 1.)*
Oppel, O., *Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39.*
Ostroumoff, *Ueber den Blastoporus und den Schwanzdarm bei Eidechsen und Selachiern. Zool. Anzeiger, Bd. 12, 1889, No. 311.*
Parker, W. H., *Report on the development of the green turtle (Chelone viridis). Challenger Rep. Zool., Vol. 1, 1880.*
Sarasin, C. P., *Reifung und Furchung der Reptilieneier. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg, Bd. 6, 1883.*
Schauinsland, H., *Beiträge zur Biologie und Entwickelung von Hatteria. Anat. Anzeiger, Bd. 15, 1899, p. 309—334.*
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. I u. II, Bibliotheca Zoologica, 1901 u. 1902.*
Strahl, H., *Ueber die Entwickelung des Canalis myeloentericus und der Allantois der Eidechse. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1881.*
— *Beiträge zur Entwickelung von Lacerta agilis. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1882.*
— *Beiträge zur Entwickelung der Reptilien und Ueber Canalis neurentericus und Allantois bei Lacerta viridis. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1883.*
— *Ueber Entwickelungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1884.*
— *Ueber Wachstumsvorgänge an Embryonen von Lacerta agilis. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M., Bd. 13, 1884 (mit 5 Tafeln).*
— *Zur Kenntnis der Reptilienentwickelung. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickel., Bd. 4, 1894.*
Thilenius, G., *Vorläufiger Bericht über die Eiablage und die erste Entwickelung der Hatteria. Sitzungsber. der Berliner Akademie, 1899.*
Vay, Fr., *Zur Segmentation von Tropidonotus natrix (mit 2 Abbild.). Anat. Hefte, Heft 4.*
Virchow, H., *Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 40, 1892, p. 39.*
Völtzkow, M., *Eiablage und Embryonalentwickelung bei Crocodilen. Sitzungsber. d. K. Akad. Berlin, 1891, VII.*
— *Ueber Biologie und Embryonalentwickelung der Crocodile. Ebenda, 1893, XXIII.*
— *Beiträge zur Entwickelunsgeschichte der Reptilien, I—IV (Crocodilus madagascariensis und Podocnemis madagascariensis). Abhandl. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M., Bd. 26, 1899—1901.*
Weldon, W. F. R., *Note on the early development of Lacerta muralis. Quart. Journ. Micr. Science, N. S. Vol. 23, 1883.*
Wenckebach, K. F., *Der Gastrulationsprocefs bei Lacerta agilis. Anat. Anzeiger, Bd. 6, 1891.*
Will, L., *Zur Entwickelungsgeschichte des Gecko. Biol. Centralbl., Bd. 10, 1890.*
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. I. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 6, 1893.*
— *II. Anlage der Keimblätter der menorquinischen Sumpfschildkröte (Cistudo lutaria). Ebenda, 1893.*
— *III. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (Lacerta). Ebenda, Bd. 9, 1895.*
— *Zur Frage nach der Entstehung des gastralen Mesoderms bei Reptilien. Anat. Anzeiger, Bd. 8, 1893, p. 677—683.*

Litteratur über den Primitivstreifen der Vögel.

Es sind nur die wichtigsten Arbeiten über den Primitivstreifen und die Keimblätterbildung hier aufgenommen.

Assheton, R., *An Experimental Examination into the Growth of the Blastoderm of the Chick. Proc. R. Soc. London, Vol. 60, 1896.*

Balfour, F. M., *Handbuch der vergleichenden Embryologie; übers. v. Vetter. Jena 1881.*

Balfour, F. M., *and* **Deighton, J.**, *A renewed study of the germinal layers of the chick. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 22, 1882.*

Braun, M., *Die Entwickelung des Wellenpapageies. Arb. a. d. Zool. Inst. Würzburg, Bd. 5, 1882.*

Disse, J., *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes im Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat., Vol. XV, 1878.*

— *Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefäße im Hühnerei. Ebendas., Vol. XVI, 1879.*

Duval, M., *Etude sur la ligne primitive de l'embryon du Poulet. Annales des sc. nat., Vol. VII, 1880.*

— *De la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. Ebendas., Vol. XVIII, 1884.*

— *Atlas d'Embryologie. Paris 1889. (Atlas der Entwickelung des Hühnchens.)*

Gasser, *Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen (Huhn und Gans). Schriften d. Ges. zur Beförd. d. Naturwiss., Marburg, Vol. VII, Sppl. I, 1879.*

— *Beiträge zur Kenntnis der Vogelkeimscheibe. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882.*

Götte, A., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat., Vol. X, 1874.*

His, W, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltiereies. Leipzig 1868.*

— *Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1877.*

— *Zur Frage der Längsverwachsung von Wirbeltierembryonen. Verhandl. d. Anat. Ges., 1891, p. 70—85.*

Hoffmann, C. K., *Die Bildung des Mesoderms, die Anlage der Chorda dorsalis und die Entwickelung des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. Verhandl. d. Kgl. Akad. d. Wissensch., Amsterdam 1883.*

Jablonowski, J., *Beiträge zur Beurteilung des Primitivstreifens des Vogeleies. Anat. Hefte, 1896.*

Keibel, F., *und* **Abraham K.**, *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus), Jena 1900. (Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere, Heft 2.)*

Kionka, H., *Die Furchung des Hühnereies. Anat. Hefte, 1894.*

Koller, C., *Untersuchungen über die Blätterbildung am Hühnerkeim. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 20, 1881.*

Kopsch, Fr., *Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scylliumembryonen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch., 1898, p. 49—58.*

— *Ueber die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo. Vortr. a. d. 5. intern. Zoologen-Congreß zu Berlin 1901. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 19, 1902.*

Mitrophanow, P. J., *Beobachtungen über die erste Entwickelung der Vögel. Anat. Hefte, Heft 39, 1899.*

— *Ueber die erste Entwickelung der Krähe (Corvus frugilegus). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 69, 1901.*

Peebles, Florence, *Some Experiments on the Chick. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7, 1898.*

Rabl, C., *Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb., Bd. 15, 1889; Bd. 19, 1892; Bd. 26, 1896.*

Rauber, A., *Primitivrinne und Urmund. Beitr. z. Entwickelungsgesch. des Hühnchens. Morphol. Jahrb., Bd. 2, 1876.*

Schwarz, D., *Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere nach Beobachtungen an Selachiern, Knochenfischen und Vögeln vergleichend dargestellt. Diss. Straßburg 1889. Auch erschienen in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 48.*

Ziegler, H. E., *Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren (Ente). Verhandl. d. zool. Ges., 1892.*

Zumstein, *Mesoderm der Vogelkeimscheibe (Huhn u. Ente). Diss. Bern 1887.*

Schlusswort.

Will man aus dem ganzen Inhalt des Buches ein allgemeines Ergebnis ziehen, so muß es, wie mir scheint, dies sein, daß alle Wirbeltiere aus einem einheitlichen Stamm sich abgezweigt haben, und daß die verschiedenen Bildungsarten der einzelnen Organe sich jeweils als Abänderungen aus einem ursprünglichen Schema ableiten lassen. Zwar ist die Einheitlichkeit des Wirbeltierstammes schon durch die vergleichend-anatomische Betrachtung längst erwiesen, aber die Entwickelungsgeschichte fügt noch einige neue Beweise hinzu. Es läßt die Entwickelungsgeschichte oft auch da eine Uebereinstimmung erkennen, wo die vergleichend-anatomische Betrachtung große Verschiedenheit zeigt.

In der Furchung hat zwar die verschiedene Menge des Dotters mancherlei Unterschiede hervorgebracht, so daß manchmal selbst nahe verwandte Tiere darin nicht ganz übereinstimmen (z. B. Rana und Alytes, Triton und Salamandra). Aber es ist doch außer Zweifel, daß die inäquale Furchung der Petromyzonten, Ganoiden, Dipnoer und Amphibien von dem Schema der Furchung des Amphioxus sich ableiten läßt, und daß die discoidale Furchung der Myxinoiden, Selachier, Teleosteer, Gymnophionen und Amnioten aus der inäqualen Furchung hervorging und mit derselben sogar durch Uebergänge verbunden ist (bei Ganoiden, bei Dipnoern, bei Gymnophionen und einigen anderen Amphibien). Ich verweise auf die Zusammenstellung der Furchungsarten p. 21 und auf die Beschreibungen der Furchung in den einzelnen Capiteln. — Die Entstehung der discoidalen Furchung aus der inäqualen hat wahrscheinlich mehrmals stattgefunden (Parallelentwickelung), sowohl bei den Myxinoiden, als bei den Selachiern, als bei Teleosteern, als bei den Amnioten.

Bei der Gastrulation lassen sich die verschiedenen Entwickelungsarten ebenfalls in einheitlicher Weise auffassen. Amphioxus zeigt die einfachste Gastrula (Archigastrula), die Wirbeltiere mit inäqualer Furchung haben eine wenig abgeänderte Gastrula (Amphigastrula), während nach der discoidalen Furchung die Gastrulation sich in beträchtlich abweichender Form vollzieht (Discogastrula). Jedoch läßt sich die discoidale Gastrula auf die Gastrula des inäqualen Furchungstypus zurückführen, was freilich, wie wir gesehen haben, bei den Gymno-

phionen und Amnioten in etwas anderer Weise geschehen muß als bei den Selachiern, Ganoiden und Teleosteern.

Die Bildung des Medullarrohres vollzieht sich meist nach dem bekannten Schema der sich rinnenförmig einfaltenden Medullarplatte. Jedoch kann dieser Vorgang durch eine solide Einfaltung ersetzt werden, so bei den Petromyzonten, manchen Ganoiden und den Teleosteern. Diese beiden Bildungsweisen sind durch Uebergänge verbunden (z. B. bei Lepidosiren und zum Teil auch bei Triton).

Von besonderer Wichtigkeit ist der bei vielen Wirbeltieren erscheinende Canalis neurentericus. Selbstverständlich kann er bei denjenigen Tieren, welche eine ganz oder teilweise solide Medullaranlage haben, nicht zur Ausbildung kommen. Aber in dem Auftreten dieses Canals bei Amphioxus, bei Selachiern, bei Acipenser, bei Ceratodus, bei Amphibien und bei Amnioten sehen wir die Wiederholung einer uralten Beziehung zwischen dem Medullarrohr und dem Darmrohr. Auf die phylogenetische Bedeutung des Canals habe ich bei Amphioxus hingewiesen (p. 57).

Die Chorda entsteht in den meisten Klassen der Wirbeltiere aus einem medianen Streifen des Entoderms, welcher sich median aufwärts einfaltet. Der Vorgang beginnt gewöhnlich im vorderen Rumpfteile und schreitet nach vorn und nach hinten fort, so daß diese Bildungsweise am Hinterende auch dann noch zu sehen ist, wenn weiter vorn schon der Chordastrang gebildet ist. Anstatt durch Faltung kann die Chorda auch in abgeänderter Weise durch Abspaltung entstehen (z. B. beim Frosch).

Das Mesoderm bietet für eine einheitliche Auffassung größere Schwierigkeiten. Jedoch kann man nicht verkennen, daß alle Bildungsweisen derselben, welche bei den Wirbeltieren vorkommen, durch Uebergänge verbunden sind. Es bleibt nur schwer zu entscheiden, welche Bildungsweise die ursprüngliche ist. Die Mesodermstreifen können durch Faltung, durch Abspaltung oder durch Herauswucherung entstehen. Nach der herrschenden Auffassung ist die erstgenannte Bildungsweise als die ursprüngliche anzusehen. Ich habe mich aber dieser Auffassung nicht angeschlossen, wie an verschiedenen Stellen dargelegt wurde (p. 27, 59, 280).

Das Epithel des Darmes, das Enteroderm, zeigt in seiner Entstehung mancherlei Verschiedenheiten, welche teils von der verschiedenen Menge des Dotters und dem verschiedenartigen Ablauf der Gastrulation, teils von der Bildungsweise des Mesoderms und der Chorda abhängig sind. Bei denjenigen Wirbeltieren, welche eine inäquale Furchung haben, findet man an der ventralen Seite des Darmrohres die ganze Masse der Dotterzellen (z. B. bei den Amphibien und Petromyzonten). Verläuft aber die Furchung partiell, so kann sich die ungefurchte Dottermasse nicht an der Bildung des Darmrohres beteiligen, so daß das Darmrohr durch eine aufsteigende Falte des Enteroderms gebildet werden muß (bei Selachiern, Teleosteern und Amnioten). An der Dorsalseite der Gastralhöhle ist das Verhalten des Enteroderms von der Bildungsweise der Chorda und der Mesodermstreifen abhängig. Bei vielen Wirbeltieren erstreckt sich das Enteroderm von den Seiten her bis zu der Mesodermbildungsrinne und schließt sich erst nach der Beendigung der Chorda- und Mesodermbildung medianwärts zusammen (s. die Urodelen, Gymnophionen, Reptilien).

Die Verschiedenheiten, welche man bei der Keimblätterbildung und bei der Entwickelung der Organe antrifft, gehen bei der Wirbeltierreihe nicht immer in einer continuirlich aufsteigenden Linie; bei jedem Tier sind einige Vorgänge stark abgeändert, andere mehr primitiv; ein höheres Wirbeltier kann in Bezug auf einen einzelnen Vorgang oder auf ein einzelnes Organ eine ursprünglichere Bildungsweise zeigen als ein niedereres, wenn man auch im Allgemeinen bei den niedereren Wirbeltieren die primitiveren Verhältnisse erwarten kann. Die Verschiedenheiten lassen sich nicht aus einem ideellen Gesetz (etwa einem Gesetz des Fortschritts oder dergl.) ableiten, sondern sie können nur im Hinblick auf die verschiedenartige Stammesentwickelung verstanden werden. Aus den vielverzweigten Aesten des Wirbeltierstammes sind nur einige Zweige in der Jetztzeit noch erhalten, und diese haben sich selbständig verändert, so daß ihre Entwickelung jeweils sowohl ursprüngliche (palingenetische) als abgeänderte (cenogenetische) Vorgänge zeigt. Die Gleichartigkeit und die Ungleichartigkeit der Vorgänge finden durch die Descendenztheorie ihre einfachste und natürlichste Erklärung.

Register.

A

Aal 213
Abspaltuug 32
Acipenser 153—158
adäquale Furchung 20
alecithale Eier 13
Allantois 338
Amia 158—163
Ammocoetes 88
Amnion 337
Amnioten 333 u. f.
Amphibien 234—313
Amphibien, Technik 2
Amphigastrula 24
Amphigonie 9
Amphioxus 44—73
Amphioxus, Technik 2
animaler Pol 13
Anuren 234
Aortenbogen bei Amphibien 294
äquale Furchung 19
äußeres Keimblatt 23, 32
Ausstülpung 31

B

Barsch 169
Bastarde bei Amphibien 243
Batrachus tau 351
Bdellostoma 91—100
Befruchtung 9, 16
Befruchtung bei Amphioxus 46
— bei Petromyzonten 74—76
— bei Pristiurus 105
— bei Knochenfischen 171
— bei Acipenser 154
— bei Amphibien 243
— bei Reptilien 340
Besamung 9
Bildungsdotter 14
biogenetisches Grundgesetz 42
— bei Amphibien 298
Blastocöl 22
Blastoderm 18, 20
Blastomeren 18
Blastoporus 23
Blastoporus bei Amphibien 264—269
— bei Gymnophionen 324
— bei Amnioten 354
Blastula 22
— bei Amphioxus 49
— bei Selachiern 114, 122
— bei Teleosteern 180
— bei Amphibien 246, 258 u. f.
Blindwühlen 314
Blutgefäße bei Selachiern 143
— bei Teleosteern 206
Blutgefäßsystem 40
Blutzellen bei Amphibien 296
Brutpflege bei Bdellostoma 92
— bei Teleosteern 170
— bei Amphibien 235
— bei Gymnophionen 314
— bei Reptilien 334.

C

Canalis neurentericus bei Amphioxus 56
— bei Selachiern 128
— bei Acipenser 157
— bei Ceratodus 223
— bei Amphibien 282
— bei Reptilien 343
— bei Vögeln 354
cenogenetisch 41
centrolecithale Eier 13
Centrosomen 12
Ceratodus 219
Cestracion, Furchung 152
Chalazen 334
chemische Beeinflussung der Froschentwickelung 255
Chorda 29
— bei Amphioxus 60
— bei Petromyzon 78
— bei Selachiern 120
— bei Teleosteern 192
— bei Ceratodus 224
— bei Amphibien 273 u. f.
— bei Gymnophionen 320, 322
Chorion 15
Chromatin 11

Chromosomen 12, 18
— bei Selachiern 106
Chromosomenzahl 18, 172, 241
Circulation bei Selachiern 143
— bei Teleosteern 207
— bei Amphibien 293
Cölomfrage 27
Concrescenztheorie bei Amphioxus 53
— bei Selachiern 130
— bei Teleosteern 184
— bei Amphibien 271
— bei Amnioten 349
Conservirung 1—4
Crocodile 334
Cutisblatt bei Amphioxus 67
Cutisblatt bei Selachiern 137
Cyclostomen 74—100
Cyclostomen, Technik 2

D

Dactylethra, Larve 303
Darmkanal bei Selachiern 143
— bei Teleosteern 191
— bei Amphibien 289, 301
— bei Gymnophionen 323
Deckschicht bei Teleosteern 176
— bei Amphibien 262.
Deutoplasma 12
Differenzirung 30
Dipnoi 219 u. f.
Discogastrula 24
discoidale Furchung 20
Doppelbildungen bei Teleosteern 184
Dotterepithel der Selachier 120
Dotterepithel bei Amnioten 345
Dottergang bei Selachiern 145
Dotterhaut 15
Dotter 12
Dottersack bei Selachiern 101, 145
Dottersackplacenta 101, 146
Dottersyncytium 21
Dottervenen bei Amphibien 295

E

Ei 9—16, 75, 92, 105, 172, 243
Ei der Gymnophionen 315
Ei der Reptilien und Vögel 334
Eidechse 341
Eihüllen 14
Eileiter bei Selachiern 135
— bei Amphibien 293
— bei Gymnophionen 330
Eimembran 14
Eischale 102, 334, 337
Eiweiß 334
Eizelle 9, 12, 335
Ektoderm 23, 32
Elasmobranchier 101
Embryo 42
Embryonalschild der Selachier 117
Enterocöl 26
Enteroderm 30
— bei Selachiern 121
— bei Amphibien 273 u. f.
— bei Gymnophionen 320 u. f.
Entoblast 23
Entoderm 23, 35
Epiblast 23
Epidermis 33
Erdsalamander 239, Furchung 248
Excretionssystem s. Vorniere und Urniere
Experimente bei Amphioxus 53
— bei Selachiern 131
— bei Teleosteern 183
— bei Amphibien 249 u. f., 270 u. f.
Extremitäten 39
— bei Selachiern 138
— bei Acipenser 158
— bei Teleosteern 204
— bei Ceratodus 226
Extremitäten bei Amphibien 302
— bei Gymnophionen 332

F

Fische, Knorpelfische 101
—, Knochenfische 169
—, Schmelzfische 153
—, Flachfische 211
Flossen der Selachier 138
— der Teleosteer 204
Follikel 15
Forelle 169, 178 u. f.
Fortpflanzung der Selachier 101
Frontalebene 2
Frosch 235—313
Furchung 18
— bei Amphioxus 47
— bei Petromyzonten 77
— bei Bdellostoma 93
— bei Selachiern 107
— bei Acipenser 155
— bei Amia 159
— bei Lepidosteus 164
— bei Knochenfischen 172
— beim Lachs 178
— bei Ceratodus 220
— bei Amphibien 244
— bei Gymnophionen 316

G

Gallerthülle der Froscheier 242
Ganoiden 153—168
Ganoiden, Technik 2
Gastrula 23
— bei Amphioxus 51
— bei Petromyzon 78
— bei Bdellostoma 94
— bei Selachiern 114, 123
— bei Amia 160
— bei Teleosteern 180
— bei Ceratodus 221
— bei Lepidosiren 229
— bei Amphibien 258—273
— bei Gymnophionen 317
— bei Reptilien 340
Gecko 341
Gehirn 33
Genitalfalte bei Amphibien 293
Genitalzellen 10
— bei Selachiern 135
— bei Teleosteern 210
Geschlechtskern 17

Glandula thyreoidea s. Thyreoidea
Gliedmaßen s. Extremitäten
Glomerulus s. Vorniere
Gonade 10
— bei Selachiern 135
— bei Teleosteern 210
— bei Amphibien 293
— bei Gymnophionen 330
Grundriß-Construction 5

H

Hagelschnüre 316, 335.
Harnblase der Teleosteer 209
— der Amphibien 290
Harnorgane s. Vorniere u. Urniere
Harnsack s. Allantois
Hautsinnesorgane der Ganoiden 163
— der Amphibien 301
Härtung 1—4
Hermaphroditismus 10
Herz 40
Herz der Petromyzonten 86
— der Teleosteer 205
— der Amphibien 293
Herzbeutel s. Pericardium
Heterochronie 42
Heterotopie 43
Hirn 33
Hoden 10
Holoblastische Furchung 20
Hornschnabel der Amphibienlarven 300
Hühnchen 335, 339, 348
Hüllen des Eies 14
Hypochorda bei Teleosteern 195
— bei Selachiern 122
— bei Amphibien 290
Hypophysenkanal der Myxinoiden 96
Hypophysis bei Amphioxus 66
— bei Selachiern 144
— bei Amphibien 284

I

Incisura neurenterica 127
Inger 91—100
Intermediäre Zellenmasse der Teleosteer [205

K

Kammmolch 239, 247.
Karyokinese s. Mitose
Karyotaxis 253
Kaulquappen 299
Keimblase 22
Keimbläschen 12
Keimblätter 23, 25, 32—41
Keimepithel 10
Keimfleck 12
Keimscheibe 14
Keimstock s. Gonade
Keimwall 175
Kernkörperchen 12
Kernsaft 12
Kernteilung 17
Kiemen 35
Kiemenhöhle bei Amphibien 300
Kiemenspalten 35
Kiemenspalten bei Amphioxus 62
— bei Petromyzonten 84
— bei Myxinoiden 95
— bei Selachiern 144
— bei Teleosteern 195
— bei Amphibien 286
— bei Amnioten 339
Kloake bei Selachiern 146
— bei Amphibien 289
Knorpelfische 101—152
Kopfnerven bei Petromyzonten 82
— bei Selachiern 127
— bei Amphibien 284
Kopfsegmente bei Petromyzonten 82
— bei Selachiern 132
Kriechtiere 333
Kröte 235, 304.
Künstliche Befruchtung bei Fischen 172
— — bei Amphibien 243
Kupffer'sche Blase 197 u. f.

L

Lachs 169, 178, 180, 180, 191, 204
Lacerta 341 u. f.
Laichen der Fische 169
— der Amphibien 235 u. f.
Larven der Petromyzonten 88
— der Ganoiden 157, 161, 165
— der Teleosteer 211
— der Amphibien 297 u. f.
Latebra 315, 335
Laubfrosch 235, 304
Leber 36
— bei Amphioxus 65
— bei Petromyzonten 87
— bei Selachiern 145
— bei Amphibien 288
Leibeshöhle 28, 37
Lepidosiren 227
Lepidosteus 163
Leptocardier 44—73
Luftkammer des Vogeleies 334
Lunge bei Amphibien 288
Lurche 234
Lurchfische 219
lymphoide Organe 41

M

Medianebene 4, 249
Medullarplatte 33
Medullarrohr 33
— bei Amphioxus 54
— bei Petromyzon 78
— bei Myxinoiden 94
— bei Selachiern 124
— bei Ganoiden 156, 161, 165
— bei Teleosteern 187
— bei Dipnoern 223, 230
— bei Amphibien 280
— bei Gymnophionen 324
Medullarwülste 33, 281
meroblastische Furchung 20
Mesenchym 28, 39, 136
Mesenterium 38
Mesoblast 26
Mesoderm 26

Mesoderm bei Petromyzon 79
— der Selachier 117, 133
— bei Amphibien 273 u. f.
— bei Urodelen 177
— bei Gymnophionen 320
— bei Reptilien 347
Mesonephros s. Urniere
Metanephros 38
Metamorphose s. Larven
Metapleuralfalten 63
Micropyle 16
— bei Bdellostoma 93
Milz bei Selachiern 145
— bei Teleosteern 208
— bei Amphibien 296
Mitose 17
Molche 239
MÜLLER'scher Gang s. Eileiter
Muskelknospen 37, 139
Myocöl s. Myotom
Myotom 37
— bei Selachiern 133
— bei Teleosteern 203
— bei Amphibien 290
— bei Gymnophionen 326
Myxinoiden 91—100

N

Nahrungsdotter 13
Nase 34
— bei Amphibien 285
Nasenkanal bei Petromyzon 83
Nasenrachengang bei Myxinoiden 96
Nebenspermakerne 107, 111, 340
Nephrostomen 38, 293
Nephrotom bei Selachiern 133
— bei Gymnophionen 326
Nervensystem der Selachier 126
— der Amphibien 283
Neunaugen 74—91
Neuromeren 126, 190
Niere s. Vorniere und Urniere
Nierenkanälchen bei Amphioxus 71

O

Ohrbläschen 34
Ontogenie 41
Optischer Schnitt 5
Ovarium 10

P

palingenetisch 41
Pancreas 35
— bei Selachiern 145
— bei Teleosteern 196
— bei Amphibien 289
Parthenogenese 9
partielle Furchung 20
Periblast 21, 175
Periblastkerne bei Selachiern 111
Peribranchialhöhle 63
Pericardium 40, 205, 293
Peritonealhöhle 28
Petromyzonten 74—91
Peromelen 314
Photographiren 7
Phylogenie 41
Pigment beim Ei der Amphibien 245 u. f.
— in den Keimblättern der Amphibien 273
Pipa 235, 303
Placenta bei Haifischen 101, 146
— der Säugetiere 339
Plakode 82, 284
Plattenmodelle 6
Pleuronectes 212
Polarität des Eies 13
Polypterus 153
Polyspermie bei Selachiern 106
— bei Reptilien 340
Polzellen 16
postanaler Darm 147, 282, 290
Primitivstreifen der Amphibien 264
— der Amnioten 343, 348
Pristiurus 105
projective Construction 6
Proliferation 32
Pronephros s. Vorniere
Properistom 23
Protoplasma 12
Prostoma 23

Q

Querder 88

R

Räderorgan bei Amphioxus 65
Randknopf der Teleosteer 197
Randwulst der Teleosteer 182
Reifung 16, 46, 170, 240
Reconstructionen 5
Reptilien 333 u. f.
Rhodeus amarus 170, 183
Richtungskörper 16, 17
Richtungskörper bei Amphioxus 46
— bei Knochenfischen 170
— bei Amphibien 240
RUSCONI'scher After 260
RUSCONI'sche Rinne 260

S

Sagittalebene 4
Salamander 239, 248
Samenzelle 9, 11
Sauerstoffbedürfnis der Froscheier 254
Säugetiere 333, 335, 348 u. f.
Sauggruben bei Amphibienlarven 286, 300
Saugscheibe bei Ganoiden 157, 161, 165
Schilddrüse 145
— bei Amphibien 288
Schildkröten 344, 345
Schmelzfische 153
Schnittserien 5
Schollen 211
Schwanzbläschen bei Selachiern 147
Schwanzdarm 147
— bei Amphibien 282, 290
Schwanzknopf der Selachier 129
— der Teleosteer 201
Schwanzlappen der Selachier 127
Schwerkraft 251
Schwimmblase 196

Segmente der Muskulatur s. Ursegmente
Segmentirung der Gehirnanlage s. Neuromeren
Seitenplatten 27
Selachier 101—153
— Technik 2
Sklerotom 39, 133, 136
— bei Teleosteern 203
— bei Amphibien 290
— bei Gymnophionen 326
somatisches Blatt 28
Somatopleura 28
Specifität der Keimblätter 43
Spermatozoon 9, 11
Spinalganglien bei Selachiern 126
— bei Amphibien 284
Spindeleinstellung 253
Spiraculum 288, 300
Spiralklappe 146
splanchnisches Blatt 28
Splanchnocöl 28
Splanchnopleura 28
Spritzloch bei Selachiern 144
— bei Acipenser 157
— bei Gymnophionen 330
Stegocephalen 234, 299
Stichling 169
Stör 153—158
superficiale Furchung 20
subgerminale Höhle bei Amnioten 345

T

Technik 1—8
Teleosteer 169—218
— Technik 2
telolecithale Eier 13
Temperatureinfluß bei Froscheiern 255
Testis 10
Thyreoidea 35, 145, 288
— bei Petromyzon 84
Torpedo 107, 114
Transversalebene 4

U

Urkeimzellen s. Genitalzellen
Urmund 23
Urniere 38
— bei Myxinoiden 99
— bei Petromyzon 88
Urniere bei Selachiern 135
— bei Teleosteern 209
— bei Amphibien 293
— bei Gymnophionen 328
Urodelen 234
Ursegmente 27
— bei Amphioxus 59
— bei Petromyzon 84
— bei Selachiern 133
— bei Teleosteern 202
— bei Amphibien 290
— bei Gymnophionen 326

V

vegetative Höhle bei Gymnophionen 318
— — bei Amnioten 345
vegetativer Pol 13
Venen bei Amphibien 294
Venenstrang der Teleosteer 205
Vergrößerung 7
Visceralskelett der Amphibien 297
Vögel 334, 348
Vorkern 17
Vorniere 38
— bei Myxinoiden 98
— bei Petromyzon 85
— bei Selachiern 133
— bei Ganoiden 166
— bei Teleosteern 208
— bei Ceratodus 225
— bei Amphibien 291
— bei Gymnophionen 327

W

Wirbelsaite 29
Wirbelsäule der Selachier 136

Z

Zähne bei Petromyzon 88
— bei Ceratodus 227
Zähnchenreihen bei Amphibienlarven 300
Zeichnen 6
Zitterrochen 107
Zona radiata 14
Zwillinge bei Teleosteern 184
Zwitter 10
Zwischenblatt 29

Erklärung der Tafel.

Fig. 1—5. Eier eines Myxinoiden, Bdellostoma stouti, in verschiedenen Entwickelungsstadien. Vergrößerung $2^1/_2$. Nach Dean, 1899.

bl das Blastoderm, welches den Dotter umwächst, *e* Anlage des Embryo auf dem Blastoderm, *do* Dotterloch oder noch nicht vom Blastoderm bedeckter Teil des Dotters, *g* Gefäß, *r* Rand des Deckels der Eischale, *s* Schwanzende des Embryo.

Fig. 1. Das Blastoderm hat den vierten Teil des Dotters umwachsen. — Fig. 2. Das Blastoderm hat mehr als die Hälfte des Dotters umwachsen. Auf dem Blastoderm befindet sich die langgestreckte Anlage des Embryo, welche schon zahlreiche Ursegmente enthält. — Fig. 3. Das Blastoderm hat den Dotter nahezu ganz umwachsen, und es ist nur noch ein kleines Dotterloch vorhanden (*do*); zwischen dem Hinterende des Embryo und dem Rande des Dotterloches befindet sich eine Nahtlinie („Primitivstreif"). Der Embryo dieses Stadiums besitzt 11 Kiemenspalten jederseits. — Fig. 4. Der Embryo hat sich so sehr verlängert, daß Schwanzende und Kopfende auf die andere Seite des Eies hinüberreichen (welche in der Figur dem Beschauer zugewendet ist). Das Schwanzende beginnt frei hervorzuwachsen. — Fig. 5. Aelterer Embryo, bei welchem das freie Schwanzende sich verlängert hat und über den Kopf hinüber zuwächst.

Fig. 6. Junge Larve des Bachneunauges, Petromyzon Planeri (Ammocoetes branchialis), 11 Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Vergrößerung 30. Nach Max Schultze, 1856.

a Auge, *ao* Aorta, *at* Atrium des Herzens, *an* After, *ar* Kiemenarterie, *ch* Chorda, *d* Darm, *g* Gehörorgan, *gv* Gehirnvene, *m* Mund, *n* Nase, *h* Leber, *sb* Subintestinalvene, *th* Thyreoidea, *vc* Vena cardinalis (Stammvene), *vca* Vena cardinalis anterior, *v* Ventrikel des Herzens, *vel* Velum, *vn* Vorniere (Pronephros).

Fig. 7. Junge Forelle (Trutta fario L.), 6 Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Vergößerung 8. Original.

a Aorta, *af* Afterflosse, *an* After, *bf* Bauchflosse, *brf* Brustflosse, *ch* Chorda, *dc* Ductus Cuvieri der rechten Seite, *do* Dottersack, *g* Gehörorgan, *ff* Fettflosse, *kd* Kiemendeckel, *k* der erste der 4 echten Kiemenbögen, *hb* Harnblase, *ol* Oeltropfen im Dotter, *sf* Schwanzflosse, *vc* Vena cardinalis (Stammvene).

Fig. 8. Embryo einer Blindwühle, Ichthyophis glutinosus L. in natürlicher Größe. Nach P. und F. Sarasin, 1889. Man sieht den Dottersack und die 3 Paar großer äußerer Kiemen (vergl. p. 331).

Fig. 9 und 10. Embryonen von Salamandra maculosa, aus dem Uterus herausgeschnitten (nach Rusconi, 1854).

Fig. 9. Embryo mit noch weit vorstehendem Dottersack; man sieht die äußeren Kiemen und dahinter die zapfenartig vorstehende Anlage der vorderen Extremität; an der Unterseite des Dottersacks bemerkt man kleine Gefäße, welche in die median gelegene primitive Dottervene einmünden.

Fig. 10. Aelterer Embryo mit verkleinertem Dottersack, mit wohl ausgebildeten äußeren Kiemen und vollständigen Extremitäten. Der Embryo hat nahezu das Entwickelungsstadien erreicht, in welchem die Embryonen geboren werden. *a* Arterie der Körperwand, ein Ast der Arteria axillaris.

Fig. 11 und 12. Blastula und Gastrula eines Frosches, schematisch.

Fh Furchungshöhle, *g* Gastralhöhle. Der Uebergang von den kleinen zu den großen Zellen ist an der Ventralseite durch ein *, an der Dorsalseite durch zwei ** bezeichnet. Die Kerne der großen Zellen sind durch rote Punkte bezeichnet.

Fig. 13 und 14. Blastula und Gastrula eines Teleosteers, schematisch.

Fh Furchungshöhle, *pk* Periblastkerne (rot). Bei * der vordere Rand des Blastoderms, bei ** der eingestülpte Rand desselben (vergl. Fig. 11 und 12).

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 2240

Fig. 1.

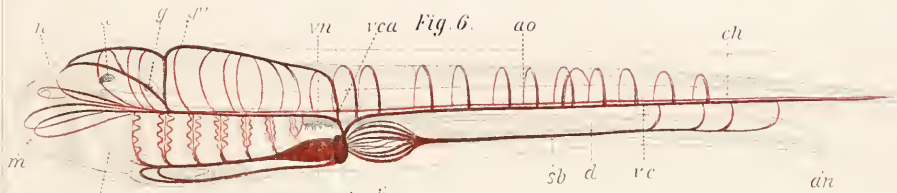
Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.



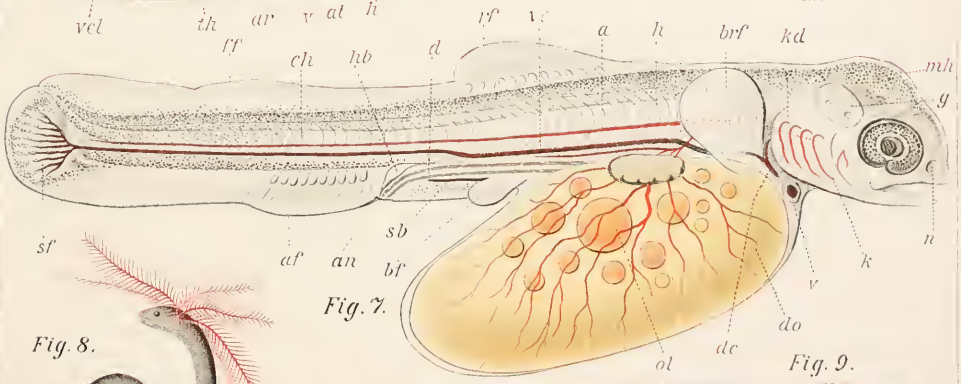


Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

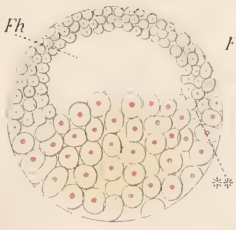


Fig. 12.

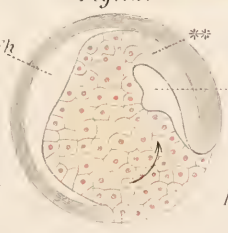


Fig. 13.

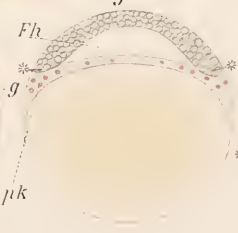
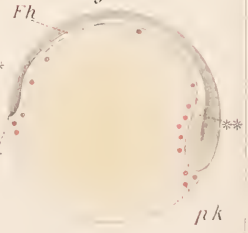


Fig. 14.



Verl v Gustav Fischer, Jena.

Lith Anst v A Giltsch, Jena.